

**Erzeugung, Ontogenie und Funktion
der Lautäußerungen bei vier Gänsearten**
*(Anser indicus, A. coerulescens,
A. albifrons und Branta canadensis)*

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Ludwig-Maximilians-Universität

zu München

vorgelegt

von

Irene Würdinger

1968



1. Berichterstatter: Prof. Dr. K. Lorenz

2. Berichterstatter: Prof. Dr. H. Autrum

Tag der mündlichen Prüfung: 30. Oktober 1968

*Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie,
Seewiesen und Erling-Andechs*

Erzeugung, Ontogenie und Funktion der Lautäußerungen bei vier Gänsearten (*Anser indicus*, *A. caerulescens*, *A. albifrons* und *Branta canadensis*)

VON IRENE WÜRDINGER¹⁾

Mit 32 Abbildungen

Eingegangen am 2. 12. 1968

Inhalt: 1. Einleitung S. 257, Fragestellung S. 258. Material und Methode S. 259. 2. Einführung der Lauttypen S. 260. 3. Anatomie der Lauterzeugungsorgane S. 264, Beschreibung der Organe S. 264, Entwicklung S. 268. 4. Mechanismus der Lauterzeugung S. 270. 5. Ontogenie der Lautäußerungen S. 274, Entwicklung einzelner physikalischer Parameter S. 274, Korrelation mit Atmung, Defäkation und Bewegungsunruhe S. 285, Korrelation der Laute mit charakteristischen Bewegungen S. 286, Korrelation der Laute mit Tätigkeiten S. 287, Korrelation der Laute mit Situationen S. 290, Korrelation der Laute mit der Entfernung der Gösse von den Eltern S. 292. 6. Funktion der Lautäußerungen: Reaktionen auf Laute S. 292, Funktionen der Laute S. 294. 7. Diskussion S. 295. 8. Zusammenfassung S. 299, Summary S. 300, Literaturverzeichnis S. 301.

1.1. Einleitung

Danksagung

Herrn Prof. Dr. Dr. K. LORENZ sei für Anregungen zu dieser Arbeit, für sein unermüdliches Interesse und für stete Förderung gedankt, Herrn Prof. Dr. H. AUTRUM für Anregung und Kritik, Herrn Dr. KRAMER für geduldigen Rat in physikalischen Fragen, Fräulein Dr. H. FISCHER, Herrn Dr. H. SCHÖNE und Herrn Dr. W. WICKLER für die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Herrn H. KACHER danke ich für Beratung und Hilfe bei den Abbildungen, Fräulein I. VON WUTHENAU für die Anfertigung der Zeichnungen.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die mir zur Verfügung gestellten Geräte.

Seit 366 v. Chr. die dem Jupiter heiligen Gänse durch ihr Geschrei das Capitol errettet haben, haben so zahlreiche Autoren über die Stimmen der erwachsenen Gänse geschrieben, daß hier nicht alle aufgezählt werden sollen. Die weniger auffallenden Stimmen der jungen Gänse sind erst in neuerer Zeit behandelt worden, so von NAUMANN (1820—60), HEINROTH (1910), LORENZ (1935), FISCHER (1965) und KEAR (1968). NAUMANN spricht allgemein gehalten vom Piepen der jungen Gänse, ohne einzelne Laute zu unterscheiden, schildert jedoch anschaulich den Stimmbruch. HEINROTH versteht die verschiedenen Laute mit einprägsamen, meist der Situation entsprechenden Namen. Da die HEINROTH'schen Bezeichnungen nicht nur in der deutschen Literatur ergänzt und erweitert wurden, sondern, sei es als Termini technici, sei es in wörtlicher Übersetzung in der fremdsprachigen Literatur

¹⁾ Die Arbeit wurde als Dissertation der Universität München angenommen.

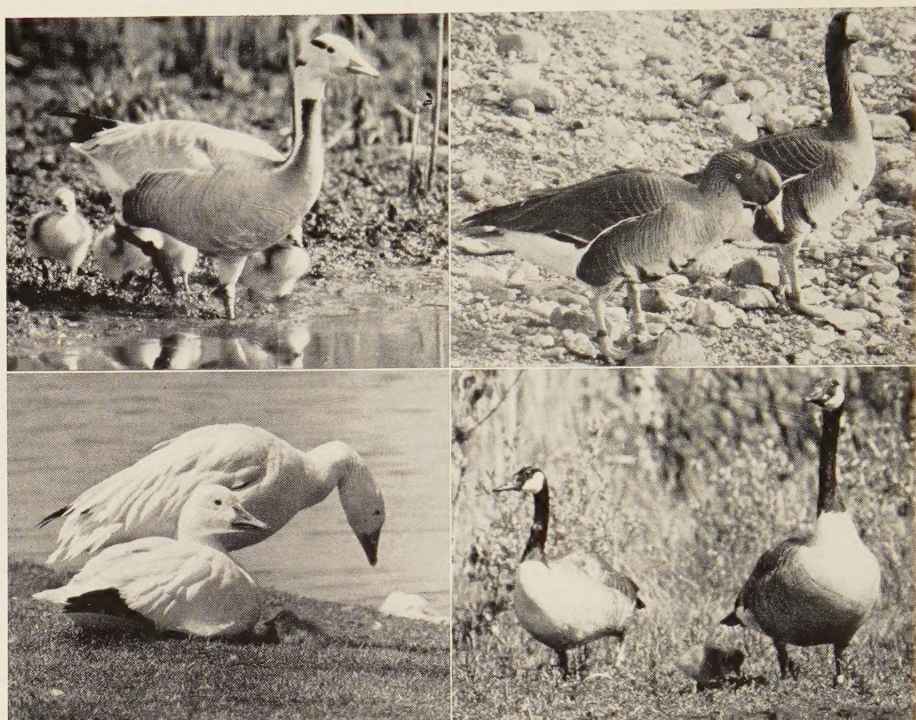


Abb. 1: Die vier Arten

Links oben: *Anser indicus*; unten: *A. caerulescens*. Rechts oben: *A. albifrons*; unten: *Branta canadensis*

erscheinen, habe ich sie beibehalten, obwohl, wie KEAR es ausdrückt, „... a few names suffer from anthropomorphic connotations“. Eingehender mit den Lauten der jungen Gänse hat sich FISCHER beschäftigt, im besonderen mit Motivation und Ontogenese des zum Triumphgeschrei der erwachsenen Gänse führenden „Wi-lautes“. KEAR schließlich hat sehr übersichtlich eine deskriptive Liste der bei sehr jungen Anatidae auftretenden Laute gegeben. Sie hat auch die Namen der Laute zusammengestellt.

1.2. Fragestellung

Der Bereich der in der vorgelegten Arbeit aufgeworfenen und behandelten Fragen hat sich im Verlaufe der Untersuchung erweitert. Zunächst war die Ontogenie der Laute — die Entwicklung der Tonhöhe, der Lautstärke, der Dauer — untersucht worden. Sodann wurden die Beziehungen der Laute zu Tätigkeiten und Situationen auf ihre Gesetzmäßigkeit geprüft. Daran schloß sich die Frage nach der Funktion der Lautäußerung an.

Die an den verschiedenen Arten gefundenen Ergebnisse sollten jeweils untereinander verglichen werden. Die gleichbenannten Lauttypen der einzelnen Arten wurden zunächst hypothetisch als homolog erachtet, in der Diskussion soll die Homologie bewiesen werden.

Die Lauterzeugung ist an bestimmte Strukturen der Atemorgane gebunden: Sind nun Änderungen der physikalischen Daten auf bestimmte Änderungen der anatomischen Strukturen zurückzuführen? Zur Beantwortung dieser Frage war es notwendig, den Mechanismus der Lauterzeugung zu klären und die Entwicklung der Lauterzeugungsorgane zu verfolgen.

Aus Gründen der Verständlichkeit sollen zunächst die Lauttypen mit einigen sie charakterisierenden Eigenschaften vorgestellt werden, dann wird, wie auch sonst üblich, mit der Anatomie begonnen.

1.3. Material und Methode

Die Untersuchungen wurden an insgesamt 46 Tieren aus 6 Arten durchgeführt; diese Anzahl läßt sich nach Art der Aufzucht wie folgt gliedern:

Tab. 1: Aufgliederung der untersuchten Tiere nach Art der Aufzucht

Arten	durch die Eltern	von Hand	mit <i>Anas platyrhynchos</i>	als Kaspar Hauser 1.0.	Gesamt
<i>Anser indicus</i>	2	11	2	-	15
<i>Anser caerulescens</i>	1	4	2	1	8
<i>Anser albifrons</i>	2	5	1	1	9
<i>Anser brachyrhynchus</i>	-	2	-	-	2
<i>Anser cygnoides</i>	-	3	-	-	3
<i>Branta canadensis</i>	3	5	2	-	10

Anser brachyrhynchus und *Anser cygnoides* wurden bei der Auswertung der Laute nicht mit berücksichtigt, da die Anzahl der untersuchten Tiere zu gering war. Von den Kaspar-Hauser-Tieren stellte mir Dr. FISCHER freundlicherweise die Tonbänder zur Verfügung.

Die von ihren natürlichen Eltern auf dem Eßsee aufgezogenen Gänse wurden durch Futterdressur an meine Person und die Aufnahmegeräte gewöhnt, so daß eine störungsfreie Beobachtung möglich war.

Die für die Handaufzucht bestimmten Gössel wurden im Brutschrank erbrütet. Die Aufzuchtgruppen setzten sich je nach Zahl und Schlüpftermin der vorhandenen Eier aus Gösseln unterschiedlichen Alters und verschiedener Arten zusammen. Während der Aufzucht wurde den Gösseln maximale eigene Handlungsfreiheit zugestanden, d. h. die Verfasserin teilte das Leben der jungen Gänse, bis diese flugfähig geworden waren. Die flugfähigen Gänse wurden noch etwa 5 Std. pro Tag beobachtet.

Stimmlich ist die Gans erst nach Ende einer zweiten Wachstumsphase im zweiten Lebensjahr, also mit etwa anderthalb Jahren erwachsen. Da nur wenige Individuen kontinuierlich in ihrer Stimmentwicklung über anderthalb Jahre verfolgt werden konnten, beträgt der für diese Arbeit ausgewertete Zeitraum 80 Tage je Exemplar, vom Tag des Schlüpfens an. Innerhalb dieser Zeit ist die Jugendentwicklung der Gans abgeschlossen, sie ist flugfähig und hat fertig gemausert.

Die für den Artenvergleich, besonders für die Betrachtung der physikalischen Parameter gebrauchten Lautäußerungen wurden unter konstanten Bedingungen mit einem Nagra-III-Telefunkengerät (Bandgeschwindigkeit 9 und 19 cm/sec) aufgenommen. Das Mikrophon

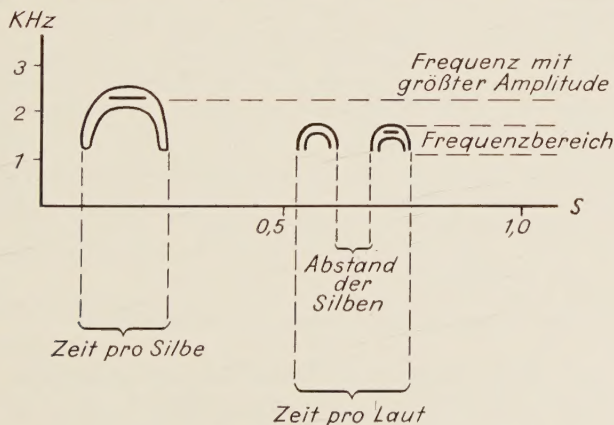


Abb. 2: Die Auswertung der Spektrogramme

(Typ MD 421) wurde etwa 3 bis 5 cm vom Schnabel der Gans entfernt gehalten. Hinzu kamen verstreut über den Tag Außenaufnahmen mit Situations- und Tätigkeitsprotokollen. Vom Tonbandmaterial wurden nach der Methode von SCHLEIDT (1964) Tonspektrogramme hergestellt. An diesen wurden Frequenz- und Zeitanalysen durchgeführt und die relativen Intensitäten berechnet; die absolute Intensität wurde mit einem Phonometer gemessen. Um Korrelationen bestimmter Lauttypen mit charakteristischen Bewegungen, Tätigkeiten und Situationen zu ermitteln, wurden die Tonbandprotokolle mit Hilfe eines Polygraphen ausgewertet. Die Auswertung der Spektrogramme zeigt Abb. 2.

Die Auswertung der Laute durch das Spektrogramm ist eine relativ grobe Methode, da die Frequenzen in den verwendeten Spektrogrammen in Abständen von 100 Hertz aufgezichnet wurden und ihre Breite intensitätsabhängig schwankt. Dadurch können Verzerrungen in der Dauer der Silben auftreten. Da jedoch alle Spektrogramme in gleicher Weise hergestellt worden sind, verteilen sich die Auswertungsfehler wohl gleichmäßig und spielen bei der vergleichenden Betrachtung keine das Ergebnis fehlerhaft beeinflussende Rolle. Die Nachteile werden aufgehoben durch den Gewinn eines neuen Merkmals bei der Beurteilung von Lauten, nämlich ihrer Form im Spektrogramm.

Alle folgenden Aussagen beziehen sich, wenn die einzelnen Arten nicht gesondert hervorgehoben sind, auf sämtliche Arten und die ganze Beobachtungszeit.

2. Einführung der Lauttypen

2.1. Definition des Begriffes Laut

Ein Ton ist physikalisch zu definieren als mechanische Dichteänderung eines Mediums mit bestimmter Periodizität und Geschwindigkeit. Die Periodizität ist faßbar als Schwingung pro Zeit (1 Hertz = 1 Schwingung/sec) mit einer Amplitudenhöhe, deren Quadrat der Lautstärke oder Intensität (gemessen in db) proportional ist. Die Geschwindigkeit ist konstant für das jeweilige Medium (in Luft 330 m/sec). Ein Laut besteht sehr selten aus einem reinen Ton; im allgemeinen zeichnet er sich durch ein bestimmtes geordnetes Muster an Schwingungen aus. Ein ungeordnetes Chaos von Schwingungen ist ein Geräusch. Außer einer bestimmten Anzahl an Schwingungen ist ein Laut noch durch die Anzahl der Obertöne und seine Dauer bestimmt.

Neben der physikalischen Definition möchte ich eine physiologische einführen: unter einem Laut sei die während eines Expirationszuges hervorgebrachte stimmliche Äußerung verstanden.

Die Laute junger Gänse sind durch eine Fülle von Merkmalen gekennzeichnet: der Form eines Lautes im Spektrogramm, den in der physikalischen Definition gegebenen Daten, ihrer Zuordnung zu Tätigkeiten und Situationen und ihrer Funktion. Es ergibt sich ein Ordnungsschema der Laute, das nicht nur für eine Art seine Gültigkeit zu haben scheint; vielmehr sind für jede Art ähnliche Beziehungen aufzustellen. Die sich jeweils von anderen Lauten abgrenzenden Lautgruppen habe ich Typen genannt. Es sind dies: 1. Mehrsilbige Laute: Triller, Stimmfühlungslaute, Grüßen. — 2. Einsilbige Laute: Jammern, Weinen, Warnen, Angstschrei. — 3. Geräusche: Zischen, Stöhnen, Niesen, Klicks etc.

Bei der Einteilung der Laute in mehrsilbige und einsilbige folge ich den Definitionen von TEMBROCK (1964), MARLER (1961) und MULLIGAN (1963):

TEMBROCK: Einzellaute

Einsilbig (Kurzlaute) Warnen, Weinen, Jammern

Mehrsilbig Stimmfühlungslaute, Grüßen (und Trillern)

Die Definition des Trillers wurde nicht von TEMBROCK übernommen (TEMBROCK hatte den Triller unter einsilbig mit wechselnder Impulsfolge registriert), sondern von MARLER (1961) und MULLIGAN (1963), da der Triller z. T. die einzelnen Silben deutlich erkennen läßt.

MULLIGAN: Note: a sound producing a continuous trace on the sound spectrograph

Syllable : a simple or complex element, that is serially repeated

Trill : a consecutive series of similar syllables.

MARLER: Notes : basic units, each of which is one continuous vocal utterance. A single note might be modulated in frequency or amplitude

Syllables : notes, arranged in groups, to form more or less coherent units

Trill : syllables, repeated consecutively two or more times.

2.2. Spektrogramme zur Einführung der Lauttypen

Die auf Abb. 3 bis 7 gezeigten Spektrogramme stellen für jede Art die Lauttypen eines 3 Tage alten Individuums dar. Auf der Ordinate aufgetragen

ist die Frequenz in kHz, auf der Abszisse die Zeit in sec. Die in Tab. 2 angegebenen Daten beziehen sich nur auf die Grundtöne.

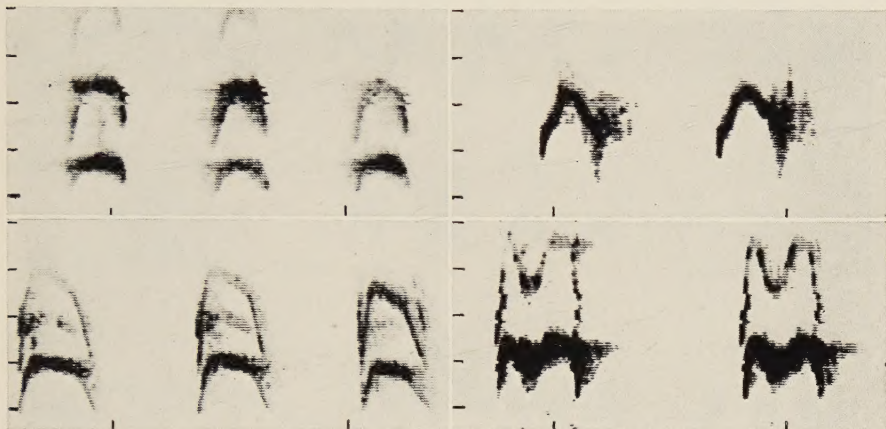


Abb. 3: Weinen

Weinlaut, HEINROTH (1910); Pfeifen des Verlassenseins, LORENZ (1935); Weinen, FABRICIUS (1951); Distress-call, KEAR (1967).

Links oben: *Anser indicus*; unten: *A. caerulescens*

Rechts oben: *A. albifrons*; unten: *Branta canadensis*

Ordinate: Der Abstand der Frequenzmarken beträgt 1000 Hertz; die Markierung beginnt bei 1 kHz

Abszisse: Der Abstand der Zeitmarken beträgt 0,5 sec.

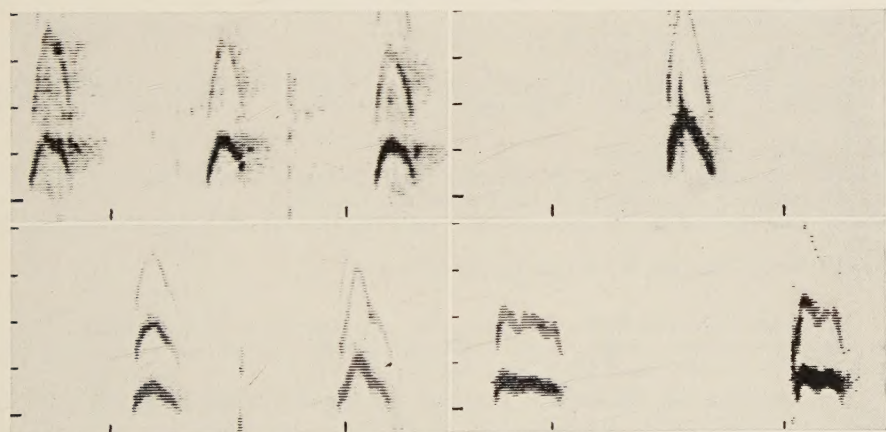


Abb. 4: Jammern

Jammern, LORENZ, FISCHER (mündlich)

Links oben: *Anser indicus*; unten: *A. caerulescens*.

Rechts oben: *A. albifrons*; unten: *Branta canadensis*.

Ordinate: Der Abstand der Frequenzmarken beträgt 1000 Hertz; die Markierung beginnt bei 1 kHz

Abszisse: Der Abstand der Zeitmarken beträgt 0,5 sec.

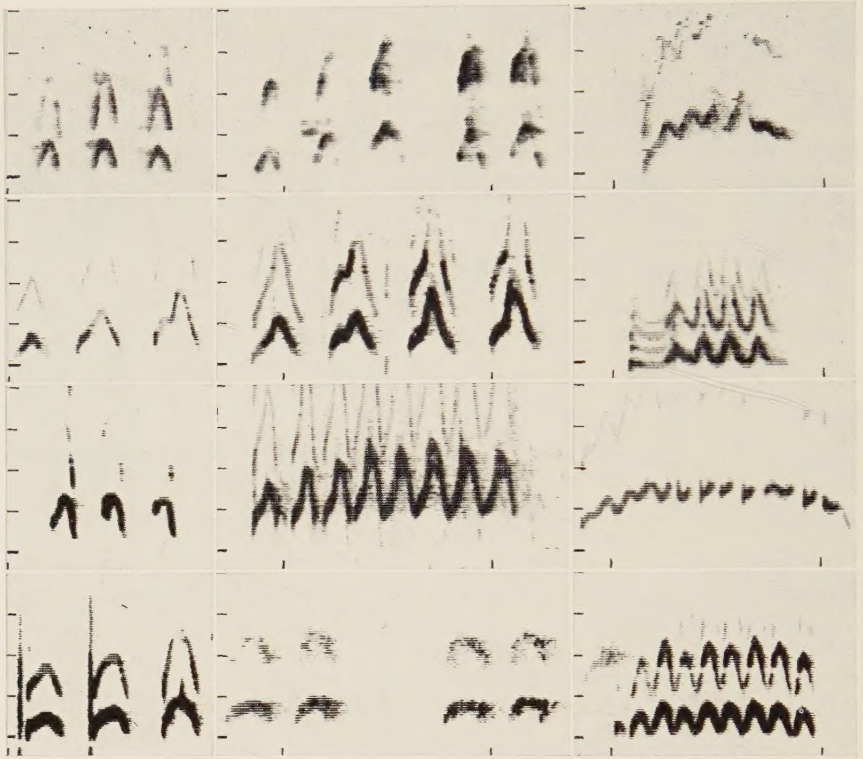


Abb. 5: Stimmföhlungslaute (Linke Reihe)

Unterhaltungslaut, HEINROTH (1910); Stimmföhlungs-laut, HEINROTH (1924); Calling-note, FABRICIUS (1951); Contact-call, COLLIAS (1962); Wi-laut ohne Halsvorstrecken, FISCHER (1965); Pleasure-call, KEAR (1967). Von o. nach u.: *Anser indicus*, *A. caerulescens*, *A. albifrons*, *Branta canadensis*

Abb. 6: Grüßen (Mittlere Reihe)

Grüßen, HEINROTH (1924); Greeting-call, COLLIAS (1962); Wi-laut mit Halsvorstrecken, FISCHER (1965). Von o. nach u.: *Anser indicus*, *A. caerulescens*, *A. albifrons*, *Branta canadensis*.

Abb. 7: Trillern (Rechte Reihe)

Schlaflaut, HEINROTH (1910); Triller, FISCHER (1965); Sleepy-call, KEAR (1967). Von o. nach u.: *Anser indicus*, *A. caerulescens*, *A. albifrons*, *Branta canadensis*.

Ordinate: Der Abstand der Frequenzmarken beträgt 1000 Hertz; die Markierung beginnt bei 1 kHz

Abzisse: Der Abstand der Zeitmarken beträgt 0,5 sec.

Unter den Lauttypen ist der Warnlaut nicht mit aufgeführt, da er normalerweise erst von flugfähigen Gänsen geäußert wird; er läßt sich jedoch experimentell durch Raubvogelattrappen schon im Alter von 1 bis 2 Tagen auslösen (Abb. 8).

Die Auslösung des Angstschreies hatte die unerwünschte Wirkung, daß das Tier für geraume Zeit äußerst scheu gegenüber dem Menschen war und damit die Kontinuität der Beobachtungen und Aufnahmen gefährdet war. Er wurde deshalb nicht berücksichtigt.

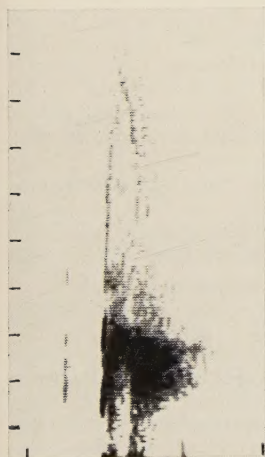
Außer den beiden einsilbigen Lauttypen fehlen in der Entwicklungsreihe das Zischen sowie Klicks, Niesen etc. Letztere sind auf Krankheiten zurückzuführen. Beim Zischen bleibt das charakteristische Merkmal, der Geräuschcharakter, unverändert während der Entwicklungszeit erhalten. Klicks können in den letzten zwei Tagen im Ei und während der ersten 4 bis 5 Lebenstage außerhalb des Eies auftreten; sie sind auf ein Lungenödem zurückzuführen.

Der einzige Instrumentallaut, den junge Gänse erzeugen, ist das Schlagen des Eizahns gegen die Schale.

Tab. 2

Art	Frequenz- bereich Hz	intensiv. Frequenz Hz	Intens. db	Anzahl Silbe / Laut	Zeit / Silbe sec.	Abstand d. Laute sec.
Weinen						
<i>Anser indicus</i>	1080 - 2300	2150	47 - 55	1	0,14	0,20
<i>Anser caerulescens</i>	900 - 2250	2000	50 - 55	1	0,17	0,16
<i>Anser albifrons</i>	1375 - 3380	3100	45 - 50	1	0,165	0,21
<i>Branta canadensis</i>	1225 - 2700	2125	40 - 50	2	0,25	0,23
Jammern						
<i>Anser indicus</i>	1150 - 2100	1760	35 - 50	1	0,12	0,37 unregelm.
<i>Anser caerulescens</i>	1190 - 2235	2050	45 - 53	1	0,08	0,15
<i>Anser albifrons</i>	1200 - 2850	2400	35 - 45	1	0,095	0,105
<i>Anser canadensis</i> ¹⁾	1630 - 2225	1975	30 - 45	1 - 3	0,18	0,47
Stimmföhlungslaute						
<i>Anser indicus</i>	1000 - 1775	1600	30 - 40	1 - 6	0,055	0,095
<i>Anser caerulescens</i>	1125 - 1985	1615	35 - 45	1 - 4	0,11	0,06
<i>Anser albifrons</i>	1375 - 2675	2150	30 - 40	1 - 5	0,06	0,035
<i>Branta canadensis</i>	975 - 2075	1750	25 - 35	1 - 4	0,07	0,095
Grüßen						
<i>Anser indicus</i>	1300 - 2200	1835	35 - 45	2 - 6	0,08	0,055
<i>Anser caerulescens</i>	800 - 2100	1800	35 - 50	1 - 4	0,12	0,08
<i>Anser albifrons</i>	1475 - 3283	3000	35 - 45	2 - 10	0,085	-
<i>Branta canadensis</i>	1050 - 2125	1625	30 - 45	2 - 3	0,12	0,035
Trillern						
<i>Anser indicus</i>	1375 - 2750	2200	25 - 40	3 - 7	0,05	-
<i>Anser caerulescens</i>	950 - 1925	1650	30 - 40	3 - 6	0,07	-
<i>Anser albifrons</i>	1430 - 2880	2650	25 - 35	3 - 13	0,05	-
<i>Branta canadensis</i>	900 - 1900	1650	25 - 35	3 - 8	0,07	-
Warnlaut						
<i>Anser indicus</i>	1475 - 2850	2625	50 - 55	1	0,10	-

¹⁾ *Branta canadensis*

Abb. 8: Warnlaut von *Anser indicus*

Ordinate: Der Abstand der Frequenzmarken beträgt 1000 Hertz; die Markierung beginnt bei 1 kHz

Abszisse: Der Abstand der Zeitmarken beträgt 0,5 sec.

3. Anatomie der Lauterzeugungsorgane

3.1. Einleitung

Laute werden bei Vögeln wie bei Säugetieren im besonderen Zusammenspiel der Atmungsorgane erzeugt. Daß es jedoch nicht die den Säugetieren homologen Organe sind, welche bei Vögeln in Schwingung geraten, daß die schwingenden Strukturen nicht am kranialen, sondern am kaudalen Ende der Trachea zu suchen sind, erkannte als erster HERISSAUT 1753. Er vermutete auch, daß die freie, von allen Seiten zugängliche Aufhängung von Trachea, Syrinx und Bronchien im *Saccus clavicularis* eine entscheidende Rolle bei der Lautgebung habe.

RÜPPEL (1933) hat in einer Reihe von Anblaseversuchen und Arbeiten an Modellen die grundsätzliche Wirkungsweise und Bedeutung des *Saccus cl.* und der *Membranae tympaniformes* aufgeklärt und die akustische Beziehung zwischen Trachea und Syrinx erhellt.

SUTHERLAND (1965) untersuchte bei zwei Unterarten von *Anser caerulescens* die Beziehungen von Größe und Elastizität der *Membranae tympaniformes* und der Form der Trachea zur Tonhöhe und Intensität der Laute. Arbeiten mit dem Stroboskop und der Hochgeschwindigkeitskamera (PAULSEN 1967) erlaubten endlich die Beobachtung der schwingenden *Membranae tympaniformes*. Die Ansichten der einzelnen Autoren zum Mechanismus der Lauterzeugung sind in der Diskussion über die Beziehung der anatomischen Befunde zur Lautbildung erörtert.

3.2. Beschreibung der Organe

Die Räume, Organe und Muskeln, die an der Lauterzeugung beteiligt sind, sind grundsätzlich für alle Arten gleich; sie sind in dem Augenblick funktionsfähig, in dem der Schnabel des Gössels in den Luftsack des Eies vorstößt, d. i. etwa 72–80 Std. vor dem Schlüpfen, und verändern sich dann entsprechend den Gesetzen des Wachstums.

Die Beschreibung bezieht sich zunächst auf flugfähige Tiere im Alter zwischen 80 und 135 Tagen, also auf jenes Stadium, bei dem die Beobachtung der Lautentwicklung beendet wurde.

3.2.1. Trachea

Die Trachea beginnt an ihrem kranialen Ende mit dem Larynx, der vom Stellknorpel und vom Ringknorpel und seinen Fortsätzen gebildet wird; er kann durch die *Musculi apertor et sphincter laryngis* geöffnet und geschlossen werden. Die Trachea setzt sich dann als ein allseitig geschlossenes, durch Knorpelspannen versteiftes Rohr kaudalwärts fort. Die lichte Weite nimmt vom kranialen Ende bis etwa zur halben Länge des Rohres ab, erweitert sich dann wieder, erreicht bei etwa $\frac{3}{4}$ der Länge die maximale lichte Weite und nimmt erneut wieder ab bis zum Beginn der Trommel, welche aus den letzten 4 bis 5 kaudalen Knorpelringen gebildet wird. Schleifenbildungen der Trachea oder besondere Ausbildungen der Trommel, wie sie bei vielen anderen Anatidae vorkommen, fehlen den Gänsen.

Begleitet wird die Trachea auf über $\frac{9}{10}$ ihrer Länge vom paarigen *Musculus trachealis*, welcher am Ringknorpel entspringt und oberhalb der Trommel in die Faszies der Trachea ausstrahlt. Er kann die Trachea aktiv verkürzen. Gedeht wird sie passiv, wenn der Hals sich streckt. Ein weiteres Paar von Muskeln entspringt am dorsalen Ursprung der Coracoide und inseriert nach u-förmigem Verlauf kranialwärts der Inserierung des *M. trachealis*, in diesen einstrahlend. *Anser indicus* und *A. albifrons* besitzen außerdem ein zweites Muskelpaar, welches kranialwärts des ersten Paares inseriert und am dorsalkranialen Rand des Sternum entspringt. Diese Muskelpaare verändern die lichte Weite der Trachea.

Länge und Weite der Trachea, Länge des *M. trachealis* und Inserierungsstellen der *Musculi ypsilo-trachealis* zeigt Tab. 3. Die prozentualen Proportionen der Tracheallänge zur Länge des *M. trachealis* wie zur Abzweigung des *M. ypsilo-trachealis* und das Verhältnis von größter zu kleinster lichter Weite der Trachea scheinen für die Art (auch während der Entwicklung) konstant zu sein.

3.2.2. Syrinx

Unter Syrinx wird der Bereich verstanden, der sich zwischen dem kaudalen Ende der Trachea und den Bronchien befindet und bei den Gänsen aus zwei Paaren häutiger Membrane, den *Membranae tympaniformes*, gebildet wird. Die äußeren Seiten eines jeden Paares, die *Membranae tympaniformes externae*, sind zwischen dem ersten und zweiten Bronchien-

bogen ausgespannt; der erste Bogen ist eng mit den letzten, zur Trommel verwachsenen Trachealringen verbunden. Die *Membranae tympaniformes internae* sind kranial am Steg befestigt, welcher in der Medianebene der Trachea durch den letzten Trachealring gebildet wird; lateral sind sie im spitzen Winkel mit den *Membranae externae* verbunden; kaudal werden sie von den Bronchienhalbringen eingefasst. Die Membranflächen wölben sich nach innen gegen die *Membr. ext.* vor, das Lumen zwischen den Membranen verengend. Kaudalmedian sind sie durch den mehr oder weniger kräftig ausgebildeten *Bronchidesmus* miteinander verbunden. Der *Bronchidesmus* kann verschieden gestaltet sein, als schmale Brücke oder längere Verwachsung zwischen den beiden Bronchialästen. Der von den *Membr. int.*, dem *Bronchidesmus* und dem Steg gebildete Raum heißt *Foramen interbronchiale*.

Im Bereich der Syrinx wurde bei den Gänsen keine Muskulatur gefunden. Abb. 9 zeigt die Unterschiede der untersuchten Arten.

Tab. 3: Beziehungen der Tracheenlänge zur Länge des *Musculus trachealis* und der Abzweigung des *Musculus ypsilo-trachealis* sowie Weite der Trachea und Verhältnis von größer zu geringster lichter Weite. (Alle Daten stammen von frischtoten Tieren.)

Trachea Länge	Musc. trach. Länge	L. Trachea / L. Musc. tr.	Abzw. d. Musc. y. tr. Länge	L. Trachea / L. Musc. y. tr.	Trachea Weite	Verhältnis max / min Weite
cm	cm	%	cm	%	mm	
Anser indicus						
8,6	8,1	94,0	7,55	88,0		
18,8	17,6	93,5	16,1	85,0	5,5	1,95
			16,9	89,0	2,8	
28,0	26,2	94,0	23,7	85,0	9,5	1,90
			25,0	89,0	5,0	
32,0	30,1	94,0	27,2	85,0	12,0	1,85
			28,4	88,5	6,5	
Anser caerulescens						
10,3	9,4	91,0	8,5	82,0		
20,2	18,2	90,0	16,5	81,5	9,5	1,35
					7,0	
40,2	37,2	92,5	33,6	84,0	10,05	1,45
					7,25	
Anser albifrons						
30,0	28,3	94,0	26,2	87,0	9,5	1,95
			27,2	90,0	5,75	
Branta canadensis						
11,0	10,25	93,0	9,5	86,0	3,0	1,44
					4,3	
13,5	12,0	90,0	11,3	84,0	3,8	1,45
					5,5	
42,6					11,8	1,62
					7,25	
46,3	43,1	93,0	42,0	90,6	13,0	1,53
					8,5	

Wie Abb. 9 und Tabellen 4 und 5 zeigen, lassen sich bei adulten Gänsen mehrere Syrinxtypen unterscheiden.

a) Beide Membranflächen sind beim Ganter etwa gleich groß, bei der Gans sind die inneren Flächen sehr viel größer als die äußeren; der *Bronchidesmus* ist lang (zwischen 0,7 bis 1,0 cm bei adulten Tieren). Geschlechtsdimorph scheint nicht nur die Größe der *Membr. ext.*, sondern auch die Volumengröße des *Saccus clavicularis* zu sein, die Ganter haben ein kleineres Volumen als die Gänse. Die zu dieser Gruppe gehörenden Arten *Anser albifrons*, *A. brachyrhynchus*, *A. fabalis* zeigen als adulte Vögel einen deutlichen Geschlechtsdimorphismus in der Stimme, die Laute der Ganter sind erheblich höher als die der Gans.

b) Die *Membr. tymp. int.* sind sehr viel länger als die *Membr. tymp. ext.*, sie sind durch einen sehr schmalen häutigen Bronchidesmus verbunden und reichen fast bis zum Eintritt der Bronchien in die Lunge. Die Größe der Membrane ist bei den Geschlechtern nicht gesichert verschieden. Ein Dimorphismus der Stimme liegt nicht vor. Zu diesem Typ gehören *Anser caerulescens*, *A. indicus*, *A. anser*, *Branta canadensis*.

c) Überlange *Membr. ext.*, wie sie von STRESEMANN für *Branta canadensis* erwähnt werden, konnte ich bei den untersuchten Exemplaren nicht finden; die *Membr. ext.* waren jedoch vom dritten Bronchialhalbring unterteilt. Vermutlich lag meinen Untersuchungen eine andere Rasse zugrunde; *Branta canadensis* ist ja in eine Reihe von Rassen aufgespalten.

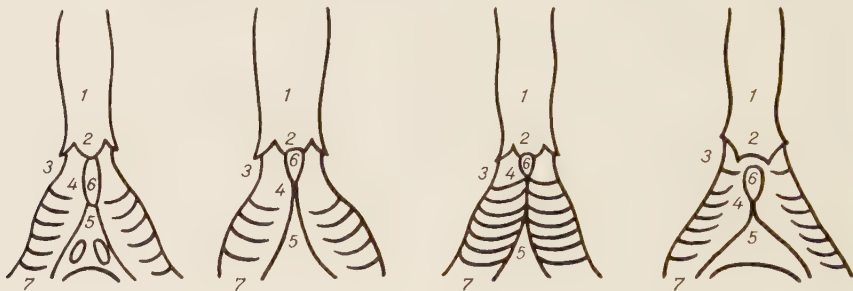


Abb. 9: Syrinx, Vergleich der vier Arten; von links nach rechts: *Anser indicus*, *A. caerulescens*, *A. albifrons*, *Branta canadensis*.

1 Trachea, 2 Trommel, 3 *Membranae tympaniformes externae*, 4 *Membranae tympaniformes internae*, 5 *Bronchidesmus*, 6 *Foramen interbronchiale*, 7 Bronchien

Tab. 4: Beziehungen zwischen Tracheenlänge, Flächengröße der Membrane und dem Verhältnis von *Membr. tymp. ext.* zu *Membr. tymp. int.*

Art	Trachea Länge cm	Fläche Membr. int. mm ²	Fläche Membr. ext. mm ²	Verhältnis int. / ext.
<i>Anser indicus</i>	8,6 ♂	5,6	3,78	1,48 : 1
	10,2 ♀	8,9	4,58	1,8 : 1
	18,8 ♂	60,0	21,0	2,85 : 1
	28,0 ♀	162,0	55,0	2,95 : 1
	32,0 ♂	247,0	70,0	3,5 : 1
<i>Anser caerulescens</i>	10,3 ♀	12,5	7,0	1,78 : 1
	20,2 ♂	71,5	26,7	2,67 : 1
	24,0 ♂	84,0	48,0	1,76 : 1
	36,0 ♂	250,0	156,0	1,5 : 1
	40,0 ♀	286,0	168,0	1,7 : 1
<i>Anser albifrons</i>	30,0 ♂	88,0	77,0	1,14 : 1
	30,0 ♀	168,0	63,0	2,56 : 1
<i>Anser fabalis</i>	37,8 ♂	77,0	57,7	1,32 : 1
	37,8 ♀	92,5	47,5	1,95 : 1
<i>Branta canadensis</i>	11,0 ♀	19,5	8,0	2,45 : 1
	13,5 ♂	38,5	18,5	2,05 : 1
	42,6 ♂	290,0	156,0	1,88 : 1
	46,3 ♀	290,0	168,0	1,86 : 1

Tab. 5: Länge des *Bronchidesmus**)

*) Außer eigenen Präparaten wurden für Tab. 4 und 5 auch Exemplare der Staatssammlung HEINROTH und der Sammlung in Slimbridge (England) verwendet.

Art	Bronchidesmus Länge d. Verwachsung	Art	Bronchidesmus Länge d. Verwachsung
<i>A. albifrons</i>	1,0 cm	<i>A. anser</i>	0,5 cm
<i>A. branchyrh.</i>	0,7 cm	<i>A. caerulescens</i>	0,2 cm
<i>A. fabalis</i>	0,8 cm	<i>A. indicus</i>	0,2 cm

3.2.3. Bronchien

Bronchien werden die paarigen, an die *Membr. tymp.* kaudalwärts anschließenden und zu den Lungen führenden Rohre genannt. Streng abgegrenzt sind die Bronchien von den *Membr. tymp. int.* nur bei den Arten, deren Membrane relativ kurz und durch einen Knorpelring begrenzt werden, dem noch mindestens 6 Knorpelringe bis zum Eintritt in die Lunge folgen und die einen langen Bronchidesmus haben (*Anser albifrons*, *A. brachyrhynchus*, *A. fabalis*). Bei den anderen Arten (*Anser indicus*, *A. caerulescens*, *A. anser*, *Branta canadensis*) reicht die *Membr. tymp. int.* bis knapp vor den Eintritt in die Lunge (erst der letzte extrapulmonale Bronchialring begrenzt sie hier); man könnte vielleicht vom bronchialen Bereich der *Membr. tymp. int.* nach der Verwachsungsstelle der beiden Membranen sprechen. Bei den erstgenannten Arten ist das gesamte Rohr durch Knorpelringe verstärkt, bei den letzten Arten sind jeweils nur die äußeren Seiten der Bronchien durch Knorpelbögen versteift, während die inneren, einander zugekehrten Seiten durch die verlängerte *Membr. tymp. int.* gebildet werden.

Am Beginn der Bronchien oder des bronchialen Bereichs sind die Rohre zur mittleren lichten Weite der zugehörigen Trachea erweitert. Bis zum Eintritt in die Lunge verengen sich dann die Bronchien auf etwa 40 % dieser Weite. Die Anzahl der Knorpelringe oder -bögen schwankt individuell, außerdem können die Bronchienhälften eine unterschiedliche Anzahl an Knorpelringen enthalten.

3.2.4. Luftsäcke

Die Luftsäcke werden entsprechend ihrer Versorgung mit Luft expiratorische oder inspiratorische genannt.

Expiratorischer unpaarer *Saccus clavicularis*:

Er umhüllt den oberen Brustraum. Seine Wände ziehen kranial lateral den Gabelbeinen folgend zu Schultergürtel und Halswirbelsäule und bilden, den Oesophagus abschließend, eine den Hals vom Brustraum trennende Decke. Diese wird von der Trachea durchbrochen und läßt sich aufblähen; die Trachea liegt ihr dann vom Sternum bis knapp vor der Befestigung der Decke an der Halswirbelsäule locker auf. Lateral reicht der Saccus bis zur Lunge, kaudal bis zum Herzen, dorsal bildet das Sternum die Begrenzung. Den Hohlraum des *Saccus cl.* durchziehen, ihrerseits mit dem Schleimhautepithel des Saccus umkleidet, frei an den *Musculi ypsilo-trachealis* aufgehängt, Trachea, Syrinx und Bronchien sowie die Aorta und die großen kopf- und armwärts abzweigenden Arterien. Die zu- und abführenden Luftkanäle des *Saccus cl.* zweigen von den Ventralbronchien der Lunge ab und münden knapp unterhalb der Austrittsstelle der *Arteria cl.* in den *Saccus cl.*.



Abb. 10: Oberer Teil des *Saccus clavicularis* von *Anser indicus*. Links ohne, rechts mit Luftfüllung

Inspiratorische Luftsäcke, *Sacci thoracales* und *abdominales*:

Lateral schließen sich, nicht direkt mit dem *Saccus cl.* verbunden, die paarigen *Sacci thoracales* an, sich den Rippen entlang erstreckend. Die zuführenden Kanäle zweigen vom Stammbronchus ab, die abführenden münden in den Ventralbronchus. Die aus einer Reihe von Ausbuchtungen bestehenden ebenfalls paarigen *Sacci abdominales* durchziehen die freien Räume der Bauchregion. Auch ihre zuführenden Kanäle zweigen vom Stammbronchus ab, die abführenden münden in den Ventralbronchus. Die Luftsäcke haben untereinander keine Verbindung, der Luftaustausch geht immer durch die Lungenflügel.

Hier sind nur die wichtigsten Luftsäcke aufgeführt. Messungen der Volumina der Luftsäcke sind geplant. Wie der Strom der Luft zu den Sacci reguliert wird, ist noch nicht eindeutig bekannt. Einige der Autoren (BERND, MEISE, STRESEMANN) berichten von Klappenventilen, andere (RÜPPELL) wieder bezweifeln das Vorhandensein von Ventilen. Allerdings fehlen bei den Autoren Artenangaben. Meine Untersuchungen ergaben keinen Anhaltspunkt für Ventile bei Gänsen.

Die Luftsäcke selbst besitzen ebenso wie die Syrinx keine eigene Muskulatur. Die inspiratorischen Luftsäcke werden zusammengepreßt oder gedehnt durch Brust-, Rippen- und Bauchmuskeln. Die wichtigsten sind: *Musculi intercostales*, *Musculi obliqui internus et externus*, *Musculus transversus*. Der expiratorische Luftsack wird während der Ausatmung und während der Lautäußerungen von der aus den inspiratorischen Luftsäcken herausgepreßten Luft gefüllt, soweit diese nicht über die Bronchien abfließt.

3.3. Entwicklung

Die allgemeine Entwicklung der Tiere wird durch die Gewichtszunahme mit steigendem Alter in Abb. 11a—d repräsentiert. *Anser albifrons*, *A. caerulescens* und *Branta canadensis* zeigen eine etwa gleich große Wachstumsrate von 60–64 g/Tag (Abb. 11b—d). *Anser indicus* dagegen wächst nur 40 g/Tag (Abb. 11a). Dies dürfte von der normalen geogra-

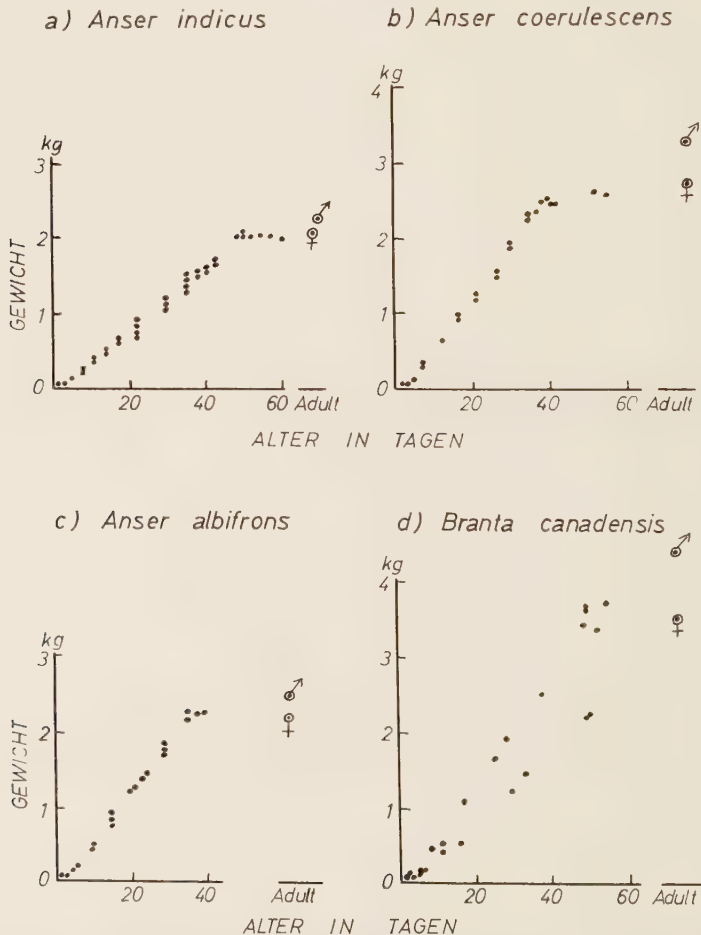


Abb. 11: Beziehung zwischen Alter und Körpergewicht. Die Punkte entsprechen Einzelmessungen. Die mit Sexuelsymbolen versehenen Punkte sind Durchschnittswerte von je 5 adulten Tieren

phischen Breite der Brutplätze beeinflusst sein. *Anser indicus* brütet zwischen dem 50. bis 25. ° nördl. Breite in Tibet und in der Mongolei, während *Anser albifrons* in Nordskandinavien und Sibirien, *Anser caerulescens* und *Branta canadensis* in Grönland, Nordkanada und Alaska, alle also nördlich des 65. Breitengrades brüten. Die arktischen Arten entwickeln sich schneller als die zentralasiatische *Anser indicus*. Die beiden nördlichsten Arten (*Anser albifrons* und *A. caerulescens*) erreichen mit etwa 35 bis 40 Tagen Alter einen Wachstumsstillstand, wenige Tage später sind sie flugfähig; *Anser indicus* erreicht etwa bei 50 Tagen den Wachstumsstillstand und ist mit etwa 55 Tagen flugfähig, *Branta canadensis* wächst bis etwa zum 60. Tag, kann jedoch schon einige Tage vorher fliegen. Bei allen Arten beginnt im zweiten Frühjahr ihres Lebens eine zweite Wachstumsphase.

Die angeführten Zahlen beziehen sich auf gesunde, normal entwickelte Gössel. Ein Geschlechtsdimorphismus während der ersten Wachstumsphase war nur bei *Branta canadensis* festzustellen, ist aber mit den wenigen vorliegenden Werten noch nicht zu sichern.

Abb. 12 zeigt die Beziehung zwischen Gewichtszunahme und Längenwachstum der Trachea. Die Länge der Trachea nimmt anscheinend nicht isometrisch mit dem Gewicht zu. Doch scheint das Tracheenwachstum bei allen Anserarten im gleichen Verhältnis gewichtsabhängig zu sein. Auf die Tracheenlänge bezogene Werte lassen sich also bei Individuen gleichen Gewichts unabhängig von Art und Alter vergleichen.

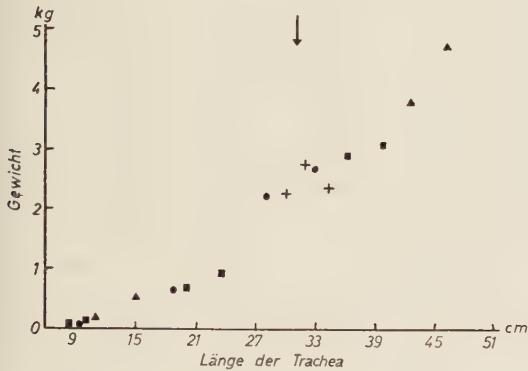


Abb. 12: Beziehung zwischen Gewicht und Tracheenlänge.

● *Anser indicus*, ■ *A. caerulescens*, + *A. albifrons*, ▲ *Branta canadensis*

Die Meßpunkte sind Einzelwerte von frishtoten Tieren, die entsprechenden Werte für die Membrangrößen dieser Tiere finden sich in Abb. 13. Der Pfeil zeigt den Beginn des Stimmbruchs an

Abb. 13 zeigt die Beziehung zwischen Tracheenlänge und der Flächengröße der *Membranae tympaniformes*. Die Daten von *Anser indicus* wie auch die Entwicklung der Frequenzen deuten darauf hin, daß die *Membr. tymp.* noch nach Beendigung des Längenwachstums der Trachea weiter wachsen. Lei-

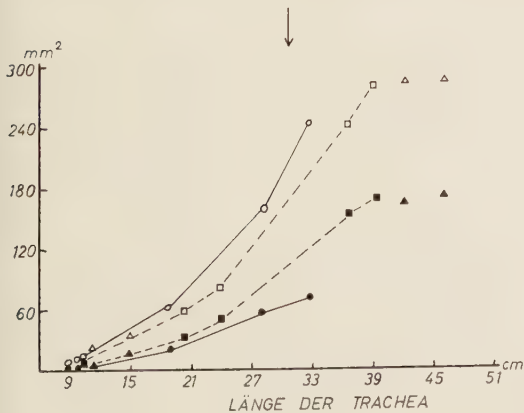


Abb. 13: Beziehung zwischen der Länge der Trachea und der Flächengröße der *Membranae tympaniformes* bei

A. indicus
○ *Membr. tymp. int.*
● *Membr. tymp. ext.*
A. caerulescens
□ *Membr. tymp. int.*
■ *Membr. tymp. ext.*
Branta canadensis
△ *Membr. tymp. int.*
▲ *Membr. tymp. ext.*

der liegen keine Daten darüber vor. Wie auch aus Tab. 4 ersichtlich, unterscheiden sich sowohl die absoluten Flächenmaße wie auch die Proportionen der *Membr. tymp. ext.* zu den *Membr. tymp. int.* bei den einzelnen Arten beträchtlich. Am stärksten divergieren die Flächenmaße der Membranpaare bei *Anser indicus*, weniger stark divergieren sie bei *A. caerulescens* und *Branta canadensis*. Ein Geschlechtsdimorphismus scheint nur bei *A. albifrons* in den Größen der *Membr. tymp. int.* vorzuliegen. Der stimmliche Dimorphismus bei *Anser albifrons* entwickelt sich erst ab dem 5. Monat. Zu diesem Zeitpunkt ist das Wachstum der Trachea abgeschlossen, nicht jedoch dasjenige der Membrane.

Welchen Einfluß Längen- und Breitenwachstum der Trachea und der Membrane auf die physikalischen Parameter der Laute haben, soll erst im Anschluß an die Besprechung der Parameter dargestellt werden.

4. Mechanismus der Lauterzeugung

4.1. Methode

Die Erzeugung der Laute wurde sowohl am lebenden Tier beobachtet als auch durch Anblasversuche unter verschiedenen Bedingungen am toten Tier untersucht (bei *Anser albifrons* und *Branta canadensis* nur bei erwachsenen Individuen, bei anderen Arten auch an Gösseln). Daten von lebenden Tieren wurden teils durch Auswertung von Photographien gewonnen, teils durch direkte Beobachtung an sehr zahmen Gänsen, die es ohne Beunruhigung duldeten, daß man sie mit der Hand berührte, um das An- und Abswellen der Luftsäcke während der Lautäußerung taktil zu kontrollieren.

Die Anblasversuche an toten Tieren wurden nach der Methode RÜPELLS durchgeführt. Ein Plastikschlauch von 5—9 mm ϕ wurde durch eine möglichst kleingehaltene Öffnung in einen der abdominalen oder thoracalen Luftsäcke eingeführt. Durch Anblasen mit dem Mund oder mit Preßluft gelang es, Laute hervorzurufen, deren Spektrogramme dann näher untersucht wurden. Änderungen des Luftdruckes in den einzelnen Luftsäcken ließen sich entweder durch Öffnen eines weiteren Luftsackes und zusätzliches Blasen oder durch Beschweren der gespannten Luftsäcke mit geeigneten Gewichten erzielen. Nach einiger Übung gelang es, alle Lauttypen mit Ausnahme von Trillern und Zischen künstlich hervorzurufen. Um die Wirkung der Tracheenlänge zu untersuchen, wurde diese freigelegt und mehrmals um 1—2 cm gekürzt und angeblasen.

4.2. Bildung der Laute

Der Lauterzeugungsapparat ist Teil des Atmungsapparates, die Bildung eines Lautes ist entsprechend eng mit der Atmung verbunden, sie soll daher zuerst beschrieben werden.

Einatmung

Heben sich die Rippenbogen, so werden die thoracalen und abdominalen Luftsäcke gedehnt, die Luft strömt durch Trachea und Bronchien zur Lunge und in die inspiratorischen Luftsäcke. Zugleich wird auch die Luft aus den expiratorischen Luftsäcken abgesogen und über die Lunge den inspiratorischen Luftsäcken zugeführt.

Ausatmung

Bei der Ausatmung drücken die Bauchmuskeln die Luft aus den inspiratorischen Luftsäcken durch die Lunge zu einem kleinen Teil in die expiratorischen Luftsäcke, der größere Teil fließt durch Bronchien und Trachea nach außen. Bei der normalen Atmung sind Bewegungen des Thorax und des Bauchraumes zu sehen, der vordere Brustteil bleibt fast unbewegt. Die im

Vogelkörper enthaltene Luft kann, ohne daß erneut Außenluft einströmen muß, von den expiratorischen zu den inspiratorischen Luftsäcken nach Art gekoppelter Blasebälge bewegt werden.

Lautgebung

Sollen Laute geäußert werden, so wird die Luft aus den inspiratorischen Luftsäcken plötzlich und mit großem Druck in den vorderen Vogelkörper gepreßt; der *Saccus cl.* füllt sich mit Luft, wölbt sich vor (Abb. 14) und übt

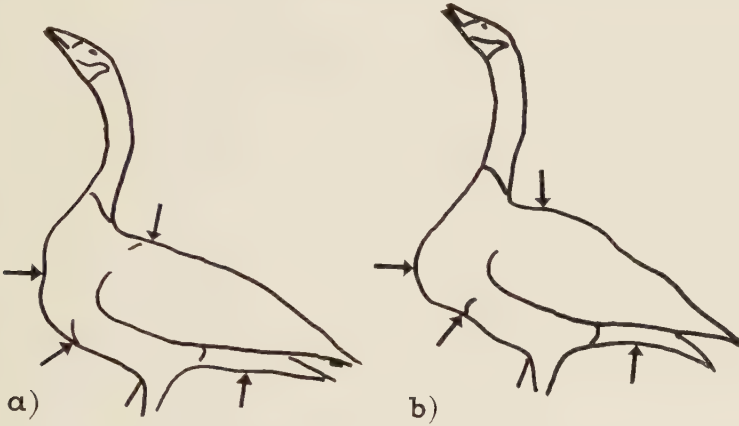


Abb. 14: *Branta canadensis*.

a) Umrißlinien eines adulten Tieres während der Einatmung, b) während der Lautäußerung. — Die Pfeile kennzeichnen die sich ändernden Partien. (Nach Photographien gezeichnet)

einen Druck auf die *Membr. tym.* aus. Zugleich trifft der aus den Bronchien strömende Luftstoß die gespannten Membrane, setzt sie in Schwingung und erzeugt so den Ton. Um die Membranen in Schwingung zu versetzen müssen also zwei Druckkomponenten gleichzeitig auf sie einwirken: ein „äußerer“ Druck, der durch den begrenzten Raum des *Saccus cl.* gegeben wird, und ein „innerer“, nämlich der Druck des Ausatemstromes. Die Beziehungen zwischen „äußerem“ und „innerem“ Druck sollen noch bestimmt werden. Die Wirkung des äußeren Druckes läßt sich nach RÜPPEL durch eine künstliche Druckkammer erzeugen oder, wie PAULSEN zeigt, durch Streckung von Hand nachahmen. Die Wirkung des äußeren Druckes, nämlich die Verstärkung der Membranspannung, kann jedoch nicht, wie die folgende Diskussion zeigen soll, durch die tracheale Muskulatur allein hervorgerufen werden.

Bei den Gänsen ist keine inspiratorische Lautgebung bekannt; im Gegensatz dazu gibt es bei den Ossines auch inspiratorische Lautgebung.

4.3. Funktion des *Saccus clavicularis*

Die Diskussion um die Funktion des *Saccus cl.* geht von folgenden gegensätzlichen Standpunkten aus: HERISSAUT (1753) und RÜPPEL (1933) sehen in der Lage des Syrinx im claviculären Luftsack „... die physiologische Grundlage und Voraussetzung für die besondere Art der Klangerzeugung im Stimmapparat der Vögel“ (RÜPPEL S. 450). Sowohl RÜPPEL wie HERISSAUT öffneten den *Saccus cl.* an lebenden Tieren wie bei Anblasobjekten, worauf die Stimme der Vögel verschwand; bei Schließung der Öffnung kehrte sie wieder; ein Experiment, das ich mit gleichem Erfolg wiederholt habe. Krankengeschichte und Sek-

tionsbefund zweier Versuchstiere zeigten ein ähnliches Ergebnis: Die an akuten Erkrankungen der Atmungsorgane leidenden Tiere verstummten im Verlauf der Krankheit. Sie erlangten die Stimme bis zum Tode nicht zurück. Charakteristisch schien, daß sich die Brust bei den wohl zu erkennenden Ansätzen zur Lautäußerung nicht in der wie in Abb. 14 gezeigten Weise bewegte und daß die Atmung sehr flach und schnell wurde. Der Sektionsbefund ergab, daß Ventralbronchien und andere Teile der Lunge sowie der *Saccus cl.* und die *Sacci th.* von einem die zu- und abführenden Kanäle verengenden Sekret erfüllt waren. Das Verschwinden der Stimme oder ihr Wiederauftreten steht also in direktem Zusammenhang mit dem Luftdruck im *Saccus cl.* Die Befunde und auch die Direktbeobachtungen am lebenden Tier lassen sich dahingehend interpretieren, daß ein bei der Lautgebung auftretender plötzlicher Druckanstieg im *Saccus cl.* die *Membr. tymp.* in die für die Tonerzeugung notwendige Spannung versetzt.

Obwohl RÜPPEL einen Einfluß des Luftdruckes im *Saccus cl.* auf die Tonerzeugung annahm, hat er keine präzisen Vorstellungen über den Wirkungsmechanismus entwickelt. Er glaubte, daß Spannungsänderungen der Membrane weniger durch das, was ich den „äußeren“ Druck genannt habe, also den Druck im *Saccus cl.*, bewirkt würde, als vielmehr durch Erhöhung des Expirationsstromes in den Bronchien, also Erhöhung des „inneren“ Druckes, und ebenso durch Syrinx- und Trachealmuskulatur. PAULSEN (1967) hingegen meint, daß die trachealen und syringealen Muskeln allein die Spannung bewirken: „Am lebenden Tier wird diese Spannung durch tracheale und bronchiale Muskelzüge bewirkt. Daneben dürfte ein gewisser Überdruck im *Saccus clavicularis* die Tonerzeugung sicher günstig beeinflussen“ (S. 88). SUTHERLAND ist der gleichen Meinung.

Wenn man RÜPPELS und PAULSENS Gedanken fortführt, muß man sich vorstellen, daß durch Verkürzung der Trachea ein Zug auf die Membrane ausgeübt wird, stark genug, um die für die Lautgebung notwendige Spannung zu erzeugen. Für eine Verkürzung der Trachea kommt nur der paarige Längsmuskel *Musc. trach.* in Frage (siehe auch Beschreibung der Trachea S. 264). Die Ansatzstelle des *Musc. ypsilo-trach.* an der Trachea weist in Richtung der Bronchien; weiter verläuft er lateral-ventral; ein Zusammenziehen würde die Trachea vertrad verlagern sowie ihre lichte Weite verändern. Die Arbeit dieses Muskelpaares ebenso wie die des zweiten weiter kranial von der Trachea abzweigenden Paares dürfte für die Erreichung einer genügenden Spannung der Membrane unerheblich sein.

Bronchiale Muskeln endlich waren bei den untersuchten Gänsearten (auf die sich auch PAULSEN und SUTHERLAND stützen) nicht zu finden. Der *Musc. trach.* müßte also allein für eine genügend große Spannung der *Membr. tymp.* sorgen. Daß seine Arbeit dazu jedoch nicht ausreicht, beweist das Verstummen der lebenden Tiere bei geöffnetem oder sonstwie aktionsunfähigen *Saccus cl.*, beweist auch die Zwangsstellung, die die Gösself bei der Äußerung hoher und sehr lauter Töne einnehmen müssen. PAULSEN unternahm seine Versuche mit Trachea-Syrinx-Präparaten außerhalb des Luftsackes, die erforderliche Spannung wurde durch künstliche Streckung des Präparates erreicht. Er berichtet: „Bei allen Versuchen war nur eines der beiden Stimmorgane der Syrinx in Aktion. Durch das andere strich die Luft, ohne die Membrane zu bewegen. Auf der tönenden Seite mußte die äußere Membran durch Fingerdruck leicht nach medial verlagert werden, damit die innere überhaupt schwingen konnte“ (S. 91). Der Verlagerung der äußeren Membran durch Fingerdruck dürfte die Wirkung des Luftdruckes im *Saccus cl.* in manchem entsprechen.

Auf Grund der vorgetragenen Argumente gegen eine wesentliche Einwirkung der Trachealmuskulatur sowie der oben genannten Experimente und meiner eigenen Beobachtungen am lebenden Tier bin ich der Ansicht, daß der Luftdruck im *Saccus cl.* die Spannung der Membrane erzeugt, und zwar im Augenblick der Lautgebung durch das Zusammenpressen der Bauchmuskulatur und den dadurch hervorgerufenen Luftstoß in den vorderen Vogelkörper.

In der vorausgegangenen Diskussion war nur von der Erzeugung der primär für die Lautgebung notwendigen Spannung der Membrane die Rede. Im Moment der Lauterzeugung können jedoch einige der Bestandteile des Lauterzeugungsapparates auf den entstehenden Laut einwirken. Die Auswirkung dieser Bestandteile wird im folgenden Kapitel beschrieben.

4.4. Artikulation

Auf die entstehenden Laute können folgende Faktoren artikulierend einwirken: Oscillation des Luftdruckes in den Luftsäcken, Stellung des Larynxspaltes, Stellung des Larynx und der Zungenwurzel, Öffnungsweite des Schnabels. Die Priorität des einen oder anderen Faktors läßt sich nicht eindeutig entscheiden, wenn mehrere beteiligt sind. Die einsilbigen Laute (Jammern, Weinen, Warnen, später Distanzruf, Fortgeh- und Auffliegelaute) werden nur durch die Luftdruckschwankung und den Füllungszustand der Luftsäcke artikuliert. Schnabel und Larynxspalt sind weit geöffnet; sie bleiben auch während der Pausen geöffnet.

Bei Erzeugung der mehrsilbigen Stimmföhlungs-laute und des Grüßens ist eine Oscillation der Luftsäcke im Takte der Silben zu spüren, wahrscheinlich hervorgerufen durch ein entsprechend rhythmisches kurzes Schließen des Larynxspaltes. *Anser indicus* hat bei Stimmföhlungs-lauten den Schnabel halb geöffnet, alle anderen Arten halten ihn fast geschlossen. Beim Grüßen ist der Schnabel bei allen Arten weit geöffnet.

Bei den Trillerlauten ist eine schwache Oscillation der Luftsäcke zu spüren sowie eine Vibration der Schnabelwinkel zu beobachten (die *Musculi levator et retractor anguli oris* heben und senken die Schnabelwinkel), der Schnabel selbst ist geschlossen.

Beim Zischen geht der Luftstrom den normalen Weg der Ausatmung; es kommt also nicht zu einem starken Druckanstieg im *Saccus cl.* und somit auch nicht zu geordneten Schwingungen der *Membr. tymp.*. Das Zischen entsteht vielmehr im Schnabel-Rachenraum: Der Weg des Luftstromes verengt sich durch die Kontraktion der *Musculi hyomandibularis transversus* und *mylohyoideus*, die die Zunge und den Kehlkopf gegen den Gaumen drücken; dadurch entstehen laterale Spalten, die die Wirbelbildung beim Zischen bedingen. Die Zunge kann mehr oder weniger stark zurückgezogen werden. Der Schnabel ist weit geöffnet.

RÜPPELL meinte: „Die Artikulierung der Laute, also das Zustandekommen bestimmter akzentuierter Klanggebilde, ist jedoch durch den Mund-Rachenraum unbeeinflusst und ganz auf die Vorgänge in der Syrinx beschränkt“ (S. 526). Er berichtete, daß ein Hahn auch nach Entfernung des Larynx noch krähen konnte, und sah darin seine Ansicht gestützt. Ich vermute, daß Gänse ohne Larynx einsilbige Laute sehr wohl zu äußern vermögen, daß aber bei den mehrsilbigen Lauten, vor allem bei den Trillern, auch der Larynxspalt eine Rolle spielt.

Art und Weise der Artikulation wie auch der Erzeugung der Spannung der Membrane bleiben während der gesamten Entwicklung bei allen Arten unverändert gleich.

5. Ontogenie der Lautäußerungen

5.1. Darstellung im Spektrogramm

Da die Form der Spektrogramme von nachstehend behandelten Parametern eines Lautes abhängt, will ich hier nur kurz die charakteristischen Merkmale erwähnen: Frequenzbereich des Lautes oder der Silbe samt den Obertönen und die Dauer des Lautes.

Die Spektrogramme je einer Art zeigen in beiden dargestellten Lauttypen die Laute eines Individuums.

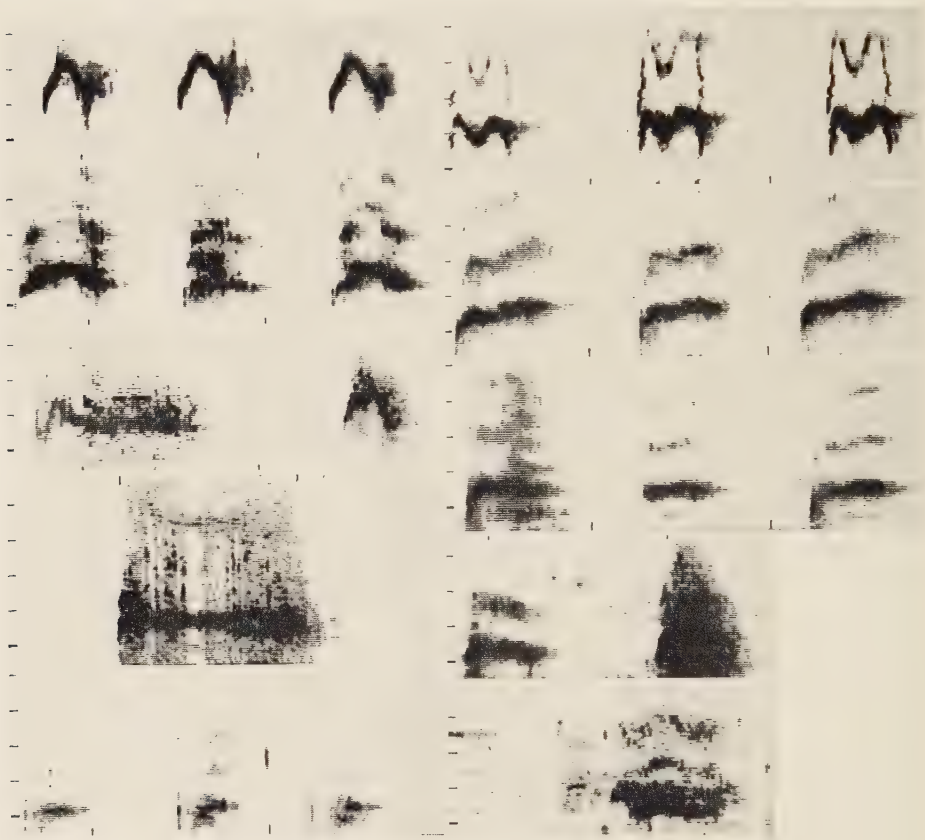


Abb. 15: (Linke Reihe) *Anser albifrons*, Entwicklung des Weinlautes.

Alter in Tagen von o. nach u.: 3 Tage, 24 Tage, 31 Tage, 40 Tage (Distanzruf), 44 Tage (Jammern).

Abb. 16: (Rechte Reihe) *Branta canadensis*, Entwicklung des Weinlautes.

Alter in Tagen von o. nach u.: 3 Tage, 30 Tage, 38 Tage, 77 Tage (Distanzruf und Jammern), 80 Tage (Distanzruf im Flug).

Ordinate: Der Abstand der Frequenzmarken beträgt 1000 Hertz; die Markierung beginnt bei 1 kHz

Abszisse: Der Abstand der Zeitmarken beträgt 0,5 sec.

5.2. Entwicklung der einzelnen physikalischen Parameter

5.2.1 Frequenz

Trägt man die intensivsten Teiltöne nach Lauttypen getrennt gegen die Zeit auf, so ergeben sich Kurvenscharen, deren Tendenzen ähnlich sind (Abb. 20, 21). Die Werte der Frequenzen zeigen keinen kontinuierlichen Abfall, wie

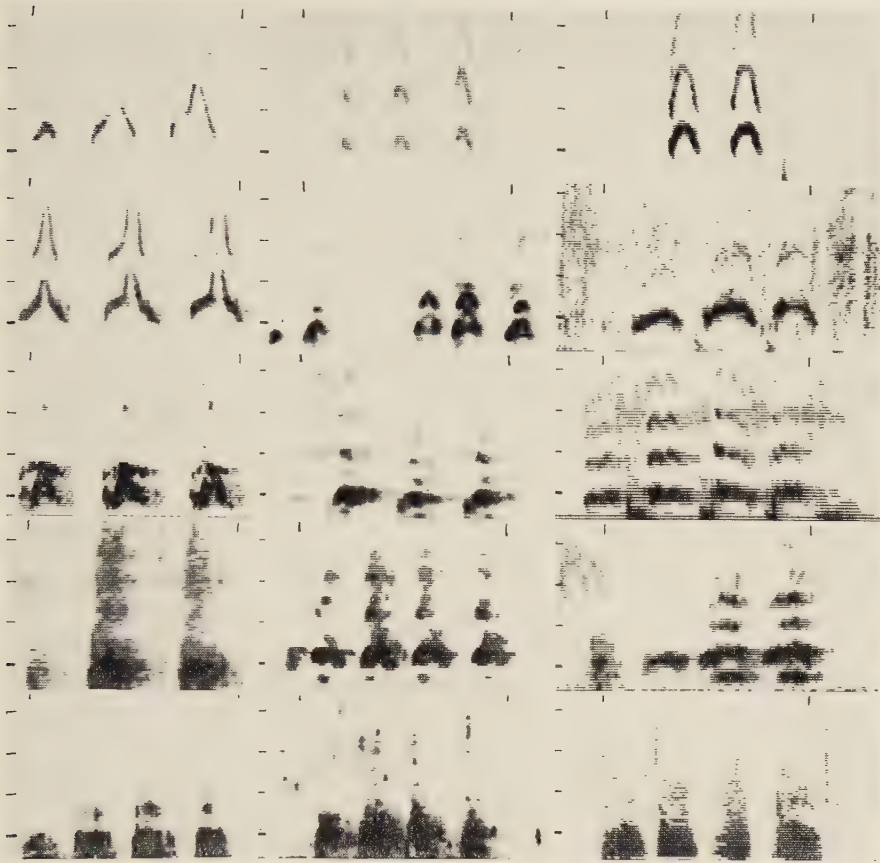


Abb. 17: (Linke Reihe) *Anser caerulescens*, Entwicklung der Stimmföhlungslaute. Alter in Tagen von o. nach u.: 1 Tag, 9 Tage, 45 Tage, 140 Tage, 2 Jahre und 5 Tage

Abb. 18: (Mittlere Reihe) *Anser indicus*, Entwicklung der Stimmföhlungslaute. Alter in Tagen von o. nach u.: 3 Tage, 41 Tage, 60 Tage, 70 Tage, 100 Tage.

Abb. 19: (Rechte Reihe) *Branta canadensis*, Entwicklung der Stimmföhlungslaute. Alter in Tagen von o. nach u.: 1 Tag, 28 Tage, 49 Tage, 77 Tage, 1 Jahr und 21 Tage. Ordinate: Der Abstand der Frequenzmarken betrögt 1000 Hertz; die Markierung beginnt bei 1 kHz

Abszisse: Der Abstand der Zeitmarken betrögt 0,5 sec.

aus der Beziehung von Tracheenlänge zu Frequenz theoretisch zu erwarten wäre (Abb. 22). Sie gruppieren sich vielmehr während der ersten Wachstumsphase um mehrere Maxima und Minima. Das erste Maximum zeigen die Laute im Ei, der Anstieg zum dritten Maximum erscheint mit dem Ende der ersten Wachstumsphase, dem Auftreten der ersten sexuell orientierten Verhaltensweisen und einem besonders bei den Weinlauten deutlichen Umkippen der Stimme, dem Stimmbruch. Die Tonsprünge sind synchron bei allen Lauttypen einer Art. Die Frequenzwerte lassen sich nach RÜPPELL durch die Beziehung zwischen Syrinx und Trachea erklären. Dieser vergleicht die Lauterzeugung der Vögel mit der einer offenen Pfeife; Syrinx und Trachea werden als ein eng gekoppeltes System beschrieben, in dem die *Membr. tymp.* die schwingende Zunge und die Trachea den Resonator darstellen.

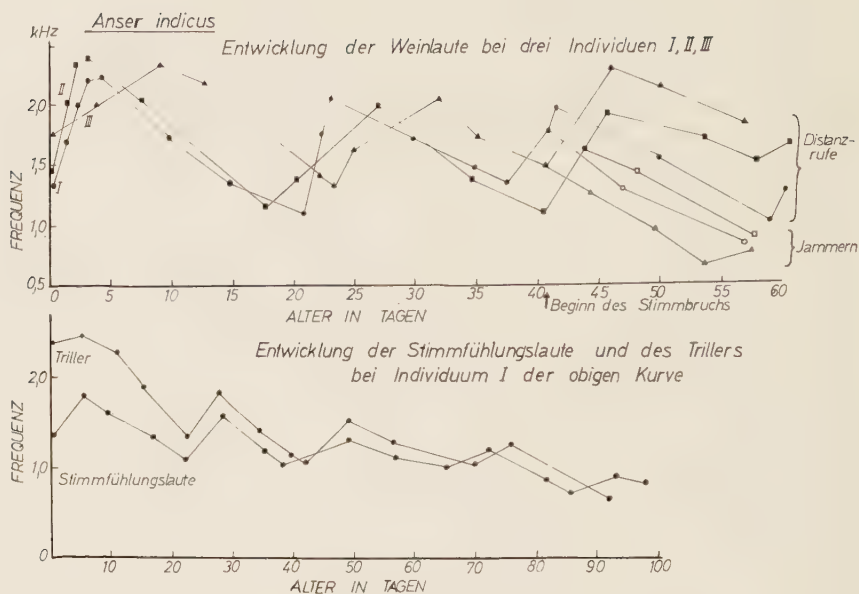


Abb. 20: *Anser indicus*, Entwicklung der Weinlaute bei drei Individuen, I, II, III. Die Kurvenpunkte sind Durchschnittswerte von je 10 Messungen

Abb. 21: *Anser indicus*, Entwicklung der Stimmföhlungslaute und der Triller bei Individuum I der Abb. 20

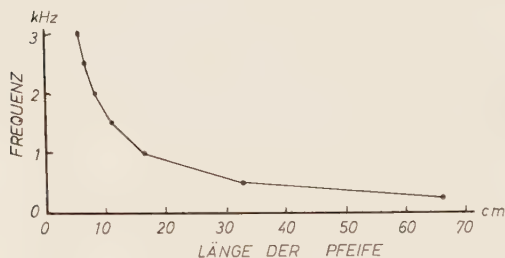


Abb. 22: Beziehung zwischen Länge und Frequenz einer offenen Pfeife. Die Werte wurden nach der Formel: $L = \frac{v}{2f}$ berechnet, (L = Länge des Rohres, f = Frequenz, v = Geschwindigkeit, 330 m/sec)

Ändert sich in einem solchen System, bei konstanter Länge des Resonators, die Größe der schwingenden Zunge, wachsen also die *Membr. tymp.*, so wird die Frequenz des erzeugten Tones absinken und im Resonanzfall jeweils auf den Wert der Eigenschwingung des Resonators zurückspringen. Das Verhältnis von Maximum- zu Minimumfrequenz nimmt dabei im Verhältnis ganzer Zahlen, 1 : 2, 2 : 3, 3 : 4, 4 : 5 etc. ab. Die Größe des Ziehbereiches wie auch die Höhe des Zahlenverhältnisses sind von der Dämpfung abhängig, je größer die Dämpfung, desto geringer werden die Tonsprünge. Wird zusätzlich der Resonator verlängert, wächst also auch die Trachea, so verändern sich die Eigenschwingungen beider Systeme und die Kurve, welche sich dann aus den Werten der Tonhöhen ergibt, wird, abhängig vom Wachstumsverhältnis der Partner des Systems, ein mitunter unregelmäßiges Muster an Tonsprüngen zeigen, mit einer allgemeinen Tendenz zum Absinken der Frequenz.

Der erste Frequenzsprung erfolgt wenige Tage nach dem Schlüpfen; da die Dämpfung bei den sehr jungen Gösseln groß sein dürfte (sie ist abhängig von der lichten Weite, der Form, der Elastizität und der Feuchtigkeit der

Trachea), wird der erste Resonanzsprung keine Oktave sein, sondern ein kleineres Zahlenverhältnis aufweisen. Tatsächlich ist das Verhältniss für die Kurven der Weinlaute Abb. 23 bei *Anser indicus* 2 : 3, bei *A. caerulescens* und *Branta canadensis* 3 : 4, *A. albifrons* 4 : 5. Für den nächsten Resonanzsprung läßt sich das Zahlenverhältnis nicht für alle Individuen sichern, da die einzelnen Messungen mit drei bis vier Tagen zu weit auseinanderlagen, als daß Minima oder Maxima exakt getroffen wurden; der dritte Resonanzsprung zeigt bei einigen Arten den Wert einer Oktave.

Lauttypen

Einsilbige Laute

Vom Bereich des dritten Minimums an weichen die Kurven der Weinlaute aller Arten von denen der übrigen Lauttypen ab. Bis zum dritten Minimum zeigen die Weinlaute eine geringe Streuung sowohl in der Frequenzhöhe wie in der Spektrogrammform. Dann allerdings spalten sie sich, wie das Spektrogramm und später noch zu besprechende physikalische Parameter zeigen, in drei Lautreihen auf: Die erste bleibt zu Anfang noch auf dem Wert des dritten Minimums, macht dann die in die normale Reihe des Weinlautes gehörenden Tonsprünge; die zweite steigt auf das dritte Maximum und sinkt im späteren Alter langsam ab; die dritte ist ein Intermediärprodukt der beiden anderen Reihen und tritt nur während der kurzen zeitlichen Übergangsphase auf, die durch den Stimmbruch gekennzeichnet ist. Die erste auf dem Minimum bleibende Lautreihe erweist sich als identisch mit dem Jammern, die zweite ist ein neu auftretender Lauttyp, der Distanzruf.

Mehrsilbige Laute

Die Frequenzwerte der mehrsilbigen Laute liegen unter denjenigen der einsilbigen Laute. Eine Erklärung für die niedrigeren Frequenzwerte der mehrsilbigen Laute ist ein kleinerer Druck im *Saccus cl.* verglichen mit dem Druck bei einsilbigen Lauten. Ein Stimmbruch läßt sich zur Zeit des dritten Minimums nur beim Grüßen und auch da äußerst selten vernehmen.

Individuelle Variation

Die Kurven eines Lauttyps bei verschiedenen Individuen einer Art zeigen eine z. T. beträchtliche individuelle Varianz, die sich sowohl aus der anatomischen Varianz des Lauterzeugungsapparates wie aus den unterschiedlichen Entwicklungszuständen gleichalter Gössel (Krankheiten etc.) erklären läßt (Abb. 20). Einheitlicher werden die Kurven gleichen Lauttyps bei einer Art, wenn man anstelle des Alters der Individuen ihre Tracheenlänge als Abszisse wählt, da diese nicht vom Alter, sondern vom Gewicht abhängt (Abb. 23).

Korrelation mit anatomischen Befunden

In den folgenden zwei Absätzen sollen die Arten verglichen und die anatomischen Befunde in Beziehung zu den Kurven gesetzt werden. Für den Artenvergleich werden die Frequenzwerte nicht gegen die Zeit, sondern gegen die Tracheenlänge aufgetragen.

Vergleicht man die intensivsten Frequenzen der Weinlaute, so ergibt sich, daß *Anser indicus* die tiefsten Töne erzeugt, es folgen *A. caerulescens*, *Branta canadensis* und am höchsten sind die Laute von *A. albifrons*. Dem entspricht das Größenverhältnis der *Membr. tymp. int.* (Abb. 13). *A. ind.* hat die größten *Membr. tymp. int.*, *A. albifrons* die kleinsten. In den ersten drei Tagen, aber

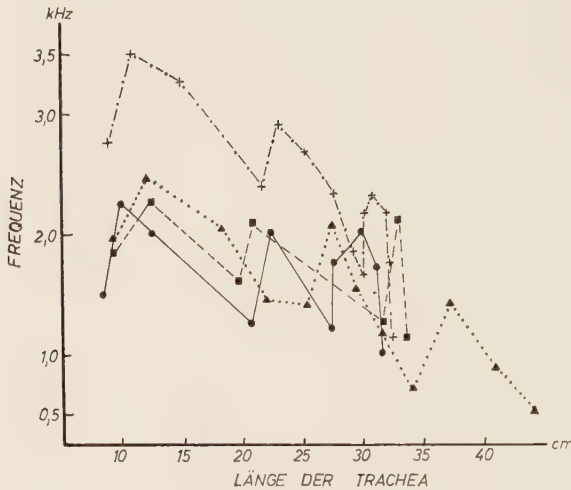


Abb. 23: Beziehung zwischen Länge der Trachea und Frequenz der Weinlaute bei ● *Anser indicus*, ■ *A. caerulescens*, + *A. albifrons*, ▲ *Branta canadensis*.

Ein Kurvenpunkt entspricht den Mittelwerten von mindestens 10 Lauten bei 5 Individuen mit gleicher Tracheenlänge

auch später, überschneiden sich die Frequenzen von *Anser indicus* und *A. caerulescens* und *Branta canadensis*; dem entsprechen nicht immer Überschneidungen der Größe der *Membr. tym. int.* dieser Arten. Die Höhe der Frequenz ist nicht nur negativ korreliert mit der Größe der *Membr. tym. int.* Neben der Größe der Membrane hat auch, wie SUTHERLAND feststellte, die Elastizität derselben einen Einfluß auf die Tonhöhe. Außerdem wirkt eine Erhöhung des Druckes im *Saccus cl.* frequenzsteigernd (durch vermehrte Luftmenge im Vogelkörper bei tieferer Atmung oder durch Streckung des Halses).

Die jeweilige Lage der Maxima und Minima eines Lauttyps bei den verschiedenen Arten läßt den Schluß zu, daß Trachea und *Membr. tym.* bei *Anser indicus* und *A. caerulescens* ein ähnliches Wachstumsverhältnis zeigen, was sich an den Wachstumskurven auch nachweisen läßt.

Frequenzbereich

Der Abstand von höchster zu tiefster im Spektrogramm sichtbarer Frequenzlinie des Grundtones bewegt sich bei den Stimmföhlungs-lauten und den Trillern um eine Oktave, hat also das Verhältnis 1 : 2, bei Weinen und Grüßen ist er größer als eine Oktave, bei Jammern kann er auch geringer sein.

Das Verhältnis ändert sich kaum während der Entwicklung, es kann beim Weinen auf eine Oktave absinken, bei Stimmföhlungs-lauten und Trillern weniger als eine Oktave betragen. Es verschiebt sich jedoch stark der zeitliche Anteil, den die Frequenzen an der „Lautform“ im Spektrogramm haben; sind zuerst die intensivsten Frequenzen auch die zeitlich längsten, so verlängern sich mit zunehmenden Alter auch die tieferen Frequenzen, d. h. der Geräuschcharakter des Lautes nimmt zu.

5.2.2. Intensität

Lauttypen

Von den leisen Trillerlauten steigt die Intensität über Stimmföhlungs-laute, Grüßen, Jammern bis zum Weinen an. Diese Anordnung gilt für alle Arten und bleibt während der Entwicklung erhalten.

Die absolute Intensität nimmt im Verlauf der Entwicklung bei den Trillerlauten und den Stimmföhlungslauten geringfügig, bei Grüßen, Jammern und Weinen stark zu.

Bei den mehrsilbigen Lauten schwankt die Intensität der einzelnen Silbe stärker als bei den einsilbigen, die nach zwei bis drei leiseren Anfangslauten sehr rasch auf ihre jeweilige höchste Lautstärke kommen.

Die über den Tag verstreuten Messungen lassen eine tageszeitliche Schwankung erkennen, auf die aber nicht weiter eingegangen werden soll.

Arten

Die Gössel der einzelnen Arten sind sehr unterschiedlich lautstark: am durchdringensten äußern sich *Anser indicus*, am leisesten sind *Branta canadensis*. Während der Entwicklung nehmen die Stimmföhlungslaute von *Anser caerulescens* am stärksten in der Intensität zu, die der *Branta canadensis* am wenigsten; dafür zeigen diese die stärkste Zunahme der Intensität beim Weinen, *Anser albifrons* die geringste.

Korrelation mit anatomischen Befunden

Die Intensität ist abhängig vom Druck im *Saccus cl.*, von der Dämpfung und der Öffnungsweite des Larynxspaltes und des Schnabels. Die Laute werden intensiver mit zunehmendem Druck, abnehmender Dämpfung und zunehmender Öffnungsweite des Larynx oder des Schnabels. Der offene Schnabel wirkt wie ein Schalltrichter. Da die einzelnen Faktoren die Intensität unterschiedlich stark beeinflussen und da sie auch gegeneinander arbeiten können, lassen sich die Abstufungen der Intensität nicht eindeutig mit dem einen oder dem anderen anatomischen Befund korrelieren.

Die Intensität ist, ebenso wie die Frequenz, positiv mit dem Druck im *Saccus cl.* korreliert, mithin müßten auch Frequenz und Intensität positiv

Tab. 6*): Die Werte der ersten Reihen beziehen sich auf drei Tage alte Gössel, die Werte der zweiten Reihe auf die Zeit des dritten Maximums jeder Art

Frequenz in Hertz	rel. Größe d. Saccus cl.	Dämpfung	Schnabel Größe	Schnabel Öffnung bei 1silb. Laut.	Schnabel Öffnung mehrsilb. L.	Intensität 1-mehrsilb. Lauttypen db
Anser indicus						
4 4	3 2	3 2	3 3	3 3	1 1	55 35
4 4	3 2	2 3	3 3	3 3	1 1	75 45
Anser caerulescens						
3 3	2 3	4 1	2 2	2 2	3 3	55 32
2 2	2 3	3 2	2 2	2 2	3 3	75 50
Anser albifrons						
1 1	4 1	1 4	4 4	4 4	2 2	50 28
1 1	4 1	1 4	4 4	4 4	2 2	75 45
Branta canadensis						
2 2	1 4	2 3	1 1	1 1	4 4	50 26
3 3	1 4	4 1	1 1	1 1	4 4	80 40

*) Diese Tabelle ist der Versuch einer Korrelation: die jeweils höchsten Werte, also Größe der Dämpfung, Größe des Schnabels, Höhe der Frequenz werden mit 1 bezeichnet, die Reihenfolge bei den Arten geht dann von 1 bis 4. In der Parallelspalte wird die Korrelation des jeweiligen Merkmals mit der Intensität angegeben. Die Werte für die relative Beziehung des Saccusvolumens beruhen auf Schätzungen, die Reihenfolge in der Größe der Dämpfung auf den Beziehungen von größter zu geringster lichter Weite der Tracheen.

miteinander korreliert sein. Das trifft jedoch nicht immer zu. Die Lauttypen einer Art haben, geordnet nach Frequenzhöhe, eine andere Reihenfolge, als wenn man sie nach der Intensität ordnet (s. Tab. 6).

5.2.3. Klangfarbe, Obertöne

Lauttypen

Die Anzahl der Obertöne steigt bei allen Arten von den Stimmföhlungs-lauten zum Weinen an; bei den Trillerlauten schwankt sie stark. Während der Entwicklung nimmt die Anzahl der Obertöne bei den mehrsilbigen Lauten ab, sie erhöht sich erst wieder nach Erreichen des 3. Maximums, wenn die Laute auf die Tonhöhe der adulten Tiere absinken. Im höheren Alter sind Grundtöne und Obertöne nicht mehr scharf voneinander getrennt, die Anzahl der Obertöne nimmt dann bei allen Lauttypen wieder zu.

Arten

Anser albifrons zeigt bei allen Lauttypen die meisten, *Anser caerulescens* die wenigsten Obertöne. Dies gilt für die ganze Entwicklung.

Korrelation mit anatomischen Befunden

Wie die Dämpfung hängen auch die Obertöne von der lichten Weite der Trachea ab, und zwar in folgender Weise: auf eine sehr enge Trachea sprechen der Grundton und die tieferen Obertöne nicht an, bei einer weiten Trachea fallen die hohen Obertöne aus.

Klangfarbe

Die Klangfarbe ist abhängig u. a. von den Obertönen. Ein Laut mit vielen Obertönen wird vom Menschen als scharf empfunden, mit wenigen Obertönen als dumpf, ob die Klangempfindung für Gänse ähnlich ist, kann ich nicht sagen. Nach SCHWARTZKOPFF (1955) liegt die größte Empfindlichkeit

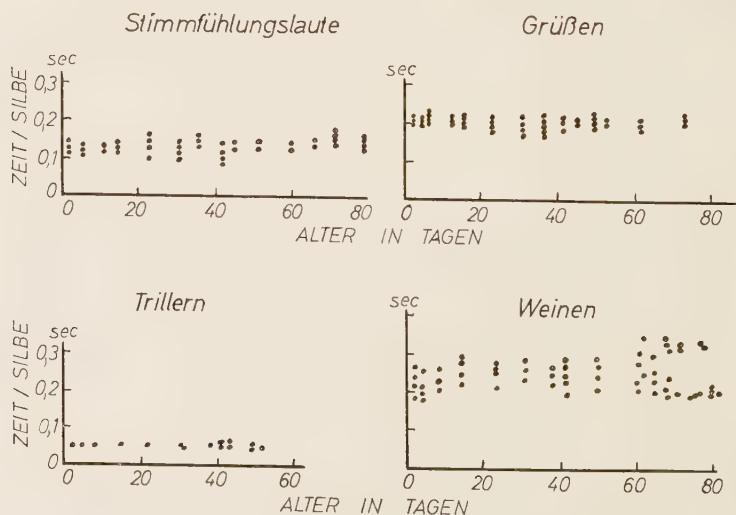


Abb. 24: *Branta canadensis*, Dauer der Lautsilben bei vier Lauttypen. Die Kurvenpunkte sind Einzelwerte von 5 Individuen

des Gänseohrs bei 2800 Hz, die des Menschen bei etwa 1000 Hz; dieser Unterschied in der Empfindlichkeit ist wahrscheinlich auch mit einer Verschiedenheit der Klangempfindung verbunden.

5.2.4. Dauer der Silben

Lauttypen

Die Länge der Silben und der Pausen innerhalb eines Lautes sind charakteristisch für die Lauttypen (Abb. 24).

Trillerlaute: Die Trillerlaute sind vielsilbig, ohne Abstand zwischen den Silben. Die Silbenlänge ist die kürzeste, verglichen mit der Silbenlänge anderer Lauttypen. Sie bleibt für die gesamte Entwicklungszeit konstant. Die Dauer der Trillerlaute ist somit linear abhängig von der Anzahl der Silben (Abb. 25).

Stimmföhlungs-laute: Die Stimmföhlungs-laute zeigen in Silben- wie in Pausenlänge charakteristische Unterschiede bei den Individuen bei gleichzeitiger Konstanz der Arten. Innerhalb einer Art verkürzt sich die Pause, wenn sich die Silbenzeit verlängert, so daß die Stimmföhlungs-laute gleicher Silbenzahl bei verschiedenen Individuen etwa gleiche zeitliche Länge haben. Die Stimmföhlungs-laute mit verschiedener Silbenlänge liegen beim gleichen Individuum in etwa auf einer Geraden, für die Individuen der gleichen Art ergeben sich Scharen parallelverschobener Geraden. Der Steigungswinkel der

Geraden ist artkonstant (Abb. 25). Die Silbenlänge schwankt im Verlauf der Entwicklung um einen Mittelwert, ohne daß sich diese Schwankungen mit einem der anderen Faktoren korrelieren ließen.

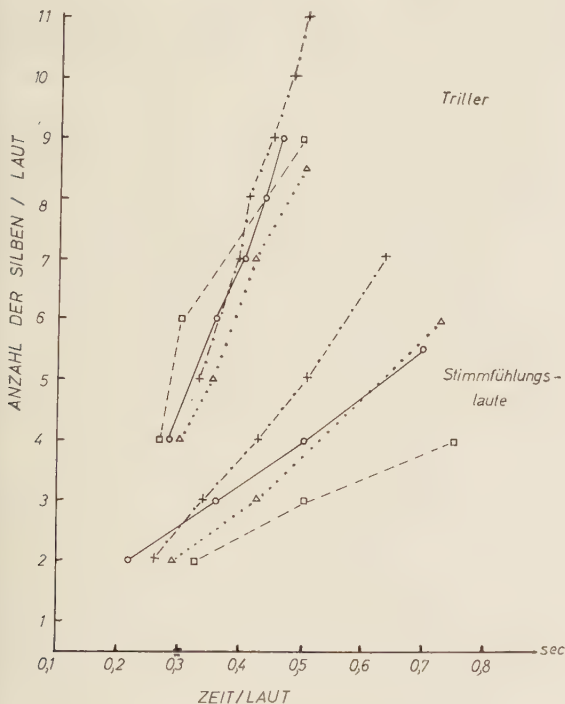


Abb. 25: Beziehung zwischen der Anzahl der Silben pro Stimmföhlungs-laut und Triller und der Dauer der Laute bei allen Arten. (○ *Anser indicus*, □ *A. caerulescens*, + *A. albifrons*, Δ *Branta canadensis*). Die Kurvenpunkte sind Durchschnittswerte der einzelnen Individuen

Größen: Beim Grüßen sind die einzelnen Silben länger als bei den Stimmföhlungs-lauten, die Pausen sind etwa gleich lang, so daß die Stimmföhlungs-laute und Grußlaute gleicher Silbenanzahl deutliche zeitliche Längenverschiebung zeigen, die Grußlaute sind immer länger als die Stimmföhlungs-laute;

eine Ausnahme bilden *A. albifrons*. Mit zunehmendem Alter nimmt die Silbenlänge der Grußlaute zu, so daß für das Grüßen nicht die lineare Beziehung besteht wie bei den Stimmföhlungslauten.

Einsilbige Laute: Jammern und Weinen sind einsilbige Laute; die Silben der Weinlaute sind die längsten, die der Jammerlaute die zweitlängsten. Die Silbenlänge der Jammerlaute bleibt konstant während der Entwicklung, die Silben der Weinlaute zeigen zur Zeit des Stimmbruchs eine Aufspaltung ihrer Längen parallel zur Spaltung der Frequenzen in drei Reihen: die erste sinkt auf die Länge der Jammerlaute, die zweite steigt meist um den doppelten Betrag auf die Länge der Distanzrufe, die dritte liegt intermediär zwischen der 1. und 2. Reihe (Abb. 24).

Arten

Die Längen der Trillerreihen liegen sehr eng zusammen, sie unterscheiden sich nur um wenige hundertstel Sekunden; ich fand weder eine inner- noch eine zwischenartliche Differenzierung.

Anders bei den Stimmföhlungslauten und dem Grüßen: *Anser albifrons* haben im Mittel die kürzesten Silben und die kürzesten Pausen, dann folgen *Anser indicus*, *Branta canadensis* und schließlich *Anser caerulescens*.

Bei den Weinlauten ist sowohl die inner- wie die zwischenartliche Variation am stärksten ausgeprägt; die Arten stehen jedoch in anderer Reihenfolge als bei den Stimmföhlungslauten. Die kürzesten Silben haben beim Weinen *Anser indicus*, an zweiter Stelle folgen *Anser albifrons*, dann *Anser caerulescens* und *Branta canadensis*.

Korrelationen mit anatomischen Befunden

Die Reihenfolge der Arten bei den Silben der Stimmföhlungslaute und dem Grüßen scheint positiv korreliert mit der Dämpfung. Die Silbenlänge der Weinlaute läßt sich jedoch nicht mit der Dämpfung korrelieren; ich vermute, daß noch andere Faktoren, wie die Größe der diversen Luftsäcke und damit die Luftmenge für die zeitliche Länge der Silben eine Rolle spielen.

5.2.5. Silbenanzahl je Laut

Interessant für diese Betrachtung sind nur die mehrsilbigen Laute, mit einer Ausnahme: *Branta canadensis* können 2- bis 3silbige Jammerlaute äußern.

Lauttypen

Die Stimmföhlungslaute bestehen bei allen Arten im Mittel aus 2—4 Silben je Laut. Die Trillerlaute können je aus 4—12 Silben bestehen, die Silbenzahl der Grußlaute schwankt zwischen 2—14 Silben. Die Folge der verschiedenen silbigen Stimmföhlungs- oder Grußlaute ist oft charakteristisch für das einzelne Individuum. Manche Individuen behalten „ihre“ Silbenanzahl konstant über die Entwicklung, andere vermehren sie z. T. bis auf die doppelte Anzahl.

Arten

Die Variationsbreite ist bei den einzelnen Individuen so groß, daß Artcharakteristika nur beim Grüßen festzustellen sind. Die Grußlaute der *Anser albifrons* können aus 8—13 Silben zusammengesetzt werden, die der *Branta*

canadensis aus 4—6 Silben, mit Betonung auf jeder zweiten Silbe, die der *Anser caerulescens* aus 4—5 Silben, die der *Anser indicus* variieren von 2—7 Silben.

Die beigefügte Tab. 7 soll einen Überblick über die Vielzahl der Kombinationen geben.

Tab. 7: Reihenfolge der Grußlaute. Aufgetragen sind die jeweils an dieser Stelle der Reihenfolge am häufigsten auftretenden Laute, und zwar die Silbenzahl, also einsilbige, dreisilbige, zweisilbige Grußlaute. Die Abweichungen betragen im Durchschnitt 16,5 %. Die römischen Ziffern bezeichnen die verschiedenen Tiere, die arabischen die Silbenzahl je Grußlaut

<i>Anser indicus</i>			<i>Anser albifrons</i>		
I	II	III	I	II	III
1	1	3	3	8	5
	sehr lang				
3	2	2	2	10	6
2	2	3	2	11	8
2	2	2	3	9	9
2	4	2	4	10	6
2	3	4	2	5	5
2	4	2			
2	5	3			
	fast Triller				

<i>Anser caerulescens</i>			<i>Branta canadensis</i>		
I	II	III	I	II	III
4	2	1	2	2	
4	3	2	3	2	
4	4	2	2	2	
3	4	1	3	2	
2	3	3	2	2	
2	2	2	2	2	
3				3	

5.2.6. Häufigkeit der Laute

Definition des Begriffes Häufigkeit

Der Begriff Häufigkeit sei für folgende zwei Sachverhalte gebraucht: 1. relative Häufigkeit: sie gibt die Häufigkeit des Auftretens der einzelnen Lauttypen während des Tages an, ohne die Anzahl der Laute pro Zeiteinheit, also die Geschwindigkeit der Lautfolge, zu berücksichtigen. 2. absolute Häufigkeit: sie gibt die Anzahl der Laute pro Zeiteinheit wieder (es wurden 100 sec gewählt), ohne Berücksichtigung der Häufigkeit ihres Auftretens.

Relative wie absolute Häufigkeit der einzelnen Lauttypen innerhalb 24 Stunden wie auch innerhalb der Entwicklungszeit sind abhängig von: Aufzuchtbedingungen, Gesundheitszustand, Ranghöhe innerhalb der Geschwisterschar, „Temperament“ des Gössels und vor allem den Situationen. Auf letztere wird später noch eingegangen.

Lauttypen

Relative Häufigkeit: Am häufigsten ist der Stimmföhlungslaut, es folgen Jammern, Grüßen, Trillern und Weinen. Warnen und Zischen bilden den Schluß und werden hier nicht erörtert, da Gössel, die in der normalen Familie aufwachsen, sie erst nach Erreichen der Flugfähigkeit äußern. Die Skala ist für alle Arten gleich und sie ändert sich erst gegen Ende der ersten Wachstumsphase, wenn z. B. neue Lauttypen, wie der Distanzruf, auftreten.

Absolute Häufigkeit: Die absolute Häufigkeit aller Lauttypen nimmt von der ersten Lautäußerung im Ei bis etwa zum Zeitpunkt des ersten Maximums der Frequenzkurve zu, d. h., in den ersten Tagen äußert das Gössel, so-

lange es wach ist, beinahe ununterbrochen Laute. Die Werte sinken dann bis zur Zeit des Stimmbruchs langsam, bis Ende der Kleingefiedermauser schnell ab.

Ein aus seiner Familie entlassenes Tier von etwa 9 bis 10 Monaten Alter verstummt weitgehend.

An der Spitze der absoluten Häufigkeiten rangieren die Weinlaute; ihnen folgen die Jammerlaute, dann kommen das Grüßen und die Stimmföhlungs-laute; den Schluß bilden die Triller (Abb. 26).

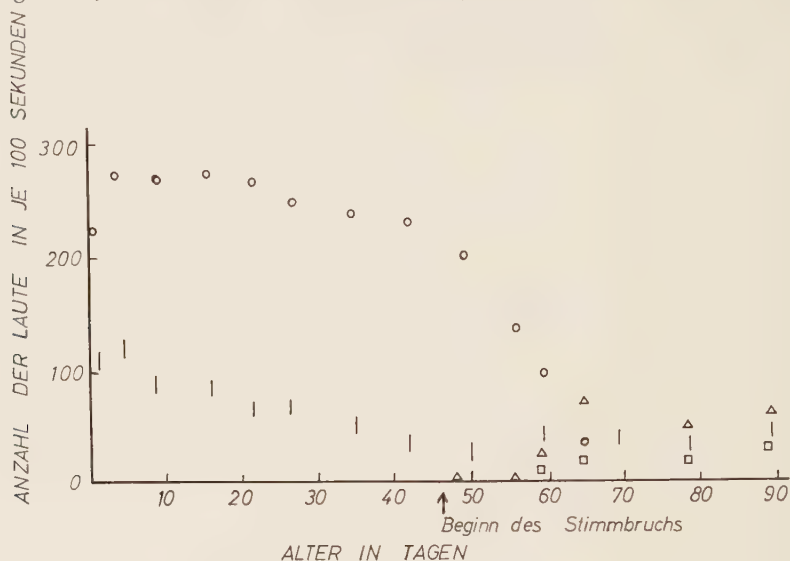


Abb. 26: *Anser indicus*. Absolute Häufigkeit des Weinlautes und der Stimmföhlungs-laute in je 100 sec. Die Kurvenpunkte entsprechen je 10 Durchschnittswerten

Arten

Die schnellste Folge der Weinlaute findet sich bei *Anser caerulescens*, es folgen *A. indicus*, *Branta canadensis* und schließlich *A. albifrons*. Für Stimmföhlungs-laute und Grüßen ist die Reihenfolge *A. indicus*, *Branta canadensis*, *A. caerulescens* und *A. albifrons*. Die Reihenfolge bei den Stimmföhlungs-laute und dem Grüßen hängt von der Silbenanzahl pro Laut, den Silben- und Pausenlängen ab.

5.2.7. Stimmbruch

„Wenn jene (die jungen Gänse) Federn bekommen, verwandeln sich die piependen in andere, oft wunderlich überschlagende, heisere Töne, die nach und nach denen der Alten immer ähnlicher werden“ (NAUMANN Bd. 11, S. 248). Der Stimmbruch tritt in beiden Geschlechtern auf. Er läßt sich sehr deutlich am Weinlaut feststellen; die weniger intensiven Laute lassen keine Anzeichen davon erkennen. Er scheint zumindest im Zeitpunkt des Auftretens unabhängig von der sehr viel später erfolgenden Differenzierung der Stimme bei den stimmlich dimorphen Arten zu sein. Er tritt gleichzeitig mit den ersten sexuell orientierten Verhaltensweisen auf. Es liegt die Vermutung nahe, daß der Stimmbruch abhängig ist von einem ganz bestimmten Wachstumsverhältnis der Membrane, der Trachea und des Volumens des *Saccus cl.*, da der Stimmbruch bei allen Arten zur Zeit des dritten Maximums erscheint. Wie weit er von Sexualhormonen abhängig ist, soll durch Kastrationsversuche noch geklärt werden. Die Zeit, die die Tiere im Stimmbruch waren, ist sehr verschieden lang gewesen, und wie die Regression in den Stimmbruch, die bei zwei 4 und 5 Monate alten Tieren beobachtet werden konnte, zeigt, scheint auch der Allgemeinzustand des Tieres eine Rolle zu spielen.

5.3. Korrelation der Laute mit Atmung, Defäkation und Bewegungsunruhe

5.3.1. Atmung

Gössel, gleich welcher Art, atmen am langsamsten während der Äußerungen von Trillerlauten, am schnellsten während des Weinens. Diese relative Beziehung bleibt während der Entwicklung bestehen, die absolute Anzahl der Atemzüge wird bei allen Lauttypen geringer, d. h., der einzelne Atemzug wird mit steigendem Gewicht des Tieres länger.

Tab. 8: Die aufgeführten Werte sind die Mittelwerte von je drei Tage alten Gösseln. Der Wert für die Triller bezieht sich auf den unkorrelierten Triller (s. a. S. 287)

Art	Atemzüge / min	Art	Atemzüge / min
Weinlaut		Jammern	
<i>Anser indicus</i>	160	<i>Anser indicus</i>	bis 120
<i>Anser caerulescens</i>	175	<i>Anser caerulescens</i>	bis 165
<i>Anser albifrons</i>	145	<i>Anser albifrons</i>	bis 90
<i>Branta canadensis</i>	150	<i>Branta canadensis</i>	bis 100
Grüßen		Stimmföhlungs laute	
<i>Anser indicus</i>	95	<i>Anser indicus</i>	60
<i>Anser caerulescens</i>	80	<i>Anser caerulescens</i>	55
<i>Anser albifrons</i>	70	<i>Anser albifrons</i>	60
<i>Branta canadensis</i>	80	<i>Branta canadensis</i>	50
Triller		Schlafen	
<i>Anser indicus</i>	30	<i>Anser indicus</i>	25
<i>Anser caerulescens</i>	30	<i>Anser caerulescens</i>	25
<i>Anser albifrons</i>	30	<i>Anser albifrons</i>	30
<i>Branta canadensis</i>	25	<i>Branta canadensis</i>	20

5.3.2. Defäkation

Die Defäkationsrate läßt sich ebenfalls mit den Lauttypen korrelieren: Bei allen Arten findet sich die höchste Rate während des Weinens, dann folgen Jammerlaute und Fortgehlaute, Stimmföhlungs laute, Grüßen und schließlich Trillern. Die höchste Defäkationsrate während des Weinens haben *Anser indicus*, es folgen *Anser caerulescens*, *Anser albifrons* und schließlich *Branta canadensis*.

Tab. 9: Die Werte beziehen sich auf drei Tage alte Gössel

Weinlaut		Trillern	
Art	Defäkation / min	Art	Defäkation / min
<i>Anser indicus</i>	29 - 35	<i>Anser indicus</i>	0,2
<i>Anser caerulescens</i>	- 32	<i>Anser caerulescens</i>	0,3
<i>Anser albifrons</i>	- 30	<i>Anser albifrons</i>	0,4
<i>Branta canadensis</i>	- 25	<i>Branta canadensis</i>	0,2

5.3.3. Bewegungsunruhe

Die Lauttypen lassen sich mit der Bewegungsunruhe (gemessen in cm/sec zurückgelegter Wegstrecke) korrelieren: Die stärkste Bewegungsunruhe ist bei Äußerung des Weinlautes zu beobachten, dann abnehmend bei Jammern, Stimmföhlungs lauten; bei den Trillerlauten ist sie gleich Null. Die Lauttypen

Grüßen und Fortgehlaute lassen sich nur bedingt in dieses Schema einordnen, da sich während der Äußerungen dieser Laute die Bewegungsunruhe entweder in starker gleichzeitiger Halsbewegung wie beim Grüßen äußert oder, wie bei den Fortgeh- und Abfluglauten, zusätzlich in einer charakteristischen Folge von Kopfschüttelbewegungen und in Sichflügeln.

Die größte Bewegungsunruhe zeigen *Anser indicus*, es folgen *Anser caerulescens*, *Anser albifrons* und schließlich *Branta canadensis*. Im Verlauf der Entwicklung werden die Entfernungen, die zurückgelegt werden können, größer.

5.4. Korrelation der Laute mit charakteristischen Bewegungen

Mit charakteristischen Bewegungen sind hier vorzugsweise die Kopf- und Halsbewegungen gemeint; Flügel- und Schwanzbewegungen konnten nicht immer eindeutig mit Lauten in Beziehung gesetzt werden. Ich habe mich daher auf Kopf- und Halsbewegungen beschränkt. In Abb. 27 sind die jeweiligen Haltungen, um die die Bewegungen schwanken können, dargestellt.



Abb. 27: *Anser indicus*. Haltungen, die mit bestimmten Lauttypen korreliert sind. Oben: Grüßen. Unten von links nach rechts: Weinen, Warnen und Zischen

Lauttypen

Trillerlaute: Ein Teil der Trillerlaute, unterschieden von anderen Trillern nur durch die höhere Intensität, ist nur in den ersten Wochen (bei *Anser caerulescens* und *Anser albifrons* 2 Wochen, *Anser indicus* und *Branta canadensis* 3 Wochen lang) mit einer bestimmten Bewegung gekoppelt: Das trillierende Gössel bohrt sich mit Kopf und Hals zwischen Flügel und Körper der Mutter ein und gelangt dabei, meist nach einigen Anläufen, unter die Flügel der Mutter. Dem Menschen oder anderen Ersatzobjekten gegenüber wird diese drehende Kopf-Hals-Bewegung mit Trillern ebenfalls gezeigt. Der Anteil der mit der Bewegung gekoppelten Triller nimmt ab, der Anteil ungekoppelter Triller nimmt prozentual zu, bis der erstere Anteil so selten wird, daß er nicht mehr zu fassen ist. Das gemeinsame Auftreten des Lautes mit der Bewegungsweise endet, wenn das Gössel das Bauchgefieder entwickelt hat.

Stimmföhlungs-laute und *Jammern* sind nicht mit bestimmten charakteristischen Bewegungen gekoppelt.

Grüßen, Weinen, Warnen, Zischen sind mit den in Abb. 27 gezeigten Haltungen positiv korreliert, d. h., rund 90 % der Lautäußerungen werden in diesen Haltungen geäußert.

Die typische Haltung während des Grüßens ist der in der Körperlängsachse nach vorn gestreckte Hals. Abhängig von der Gesichtshöhe des „begrüßten“ Partners kann der Hals steiler oder flacher gehalten werden. Außerdem schwankt der Hals im Rhythmus der Lautäußerung und des Atmens auf und ab. Abweichungen von dieser Haltung treten normalerweise gegen Ende des Grüßens auf, wenn die Grußlaute in Stimmföhlungs-laute übergehen. Außerdem kann in einer Geschwisterschar der Rangtieferer beim „Grüßen“ des Ranghöheren den Hals charakteristisch weit aus der Körperlängsachse vom „Begrüßten“ wegbiegen. (Das wurde nur bei den handaufgezogenen Gösseln beobachtet.)

Die Weinlaute werden mit emporgestrecktem Hals geäußert; meist rennt dabei das Gössel auch mit abgespreizten Flügelchen herum. Die Korrelation emporgerecter Hals + Weinlaut ist so starr, daß ein Gössel, welches unter einem Gatter hindurchgeschlüpft ist, den Rückweg, auch wenn er groß genug ist, nicht findet, wenn es dazu den Hals herunternehmen muß.

Grüßen und Weinen sind schon ganz kurz (4—5 Std.) nach dem Schlüpfen mit der charakteristischen Haltung gekoppelt. Die Haltung beim Grüßen bleibt während der ganzen Entwicklungszeit erhalten und geht, wie FISCHER (1965) gezeigt hat, in die Haltung adulter Gänse während des Triumphgeschreis über. Die Koppelung des Weinens mit dem Emporrecken des Halses wird gelockert, wenn die Gössel in den Bereich des dritten Maximums der Frequenzkurve kommen, wenn der Weinlaut sich aufzuspalten beginnt. Die geschilderte Haltung wird nur während der Distanzrufe gezeigt, bei Perioden von Jammerlauten innerhalb des Weinens wird der Hals gesenkt.

Die charakteristischen Haltungen beim Warnen wie beim Zischen waren erst ab der 3. bis 4. Lebenswoche zu beobachten. Die Haltung während des Warnens wurde auch von den erwachsenen Tieren beibehalten; die Haltung beim Zischen richtet sich dann nach dem angezischten Objekt.

5.5. Korrelation der Laute mit Tätigkeiten

Die Lauttypen lassen sich nicht nur mit charakteristischen Bewegungen, sondern auch mit Tätigkeiten korrelieren. Die normalen Tätigkeiten einer jungen Gans, Fressen, Trinken, Baden, Putzen, Schlafen sowie Ortsverände-

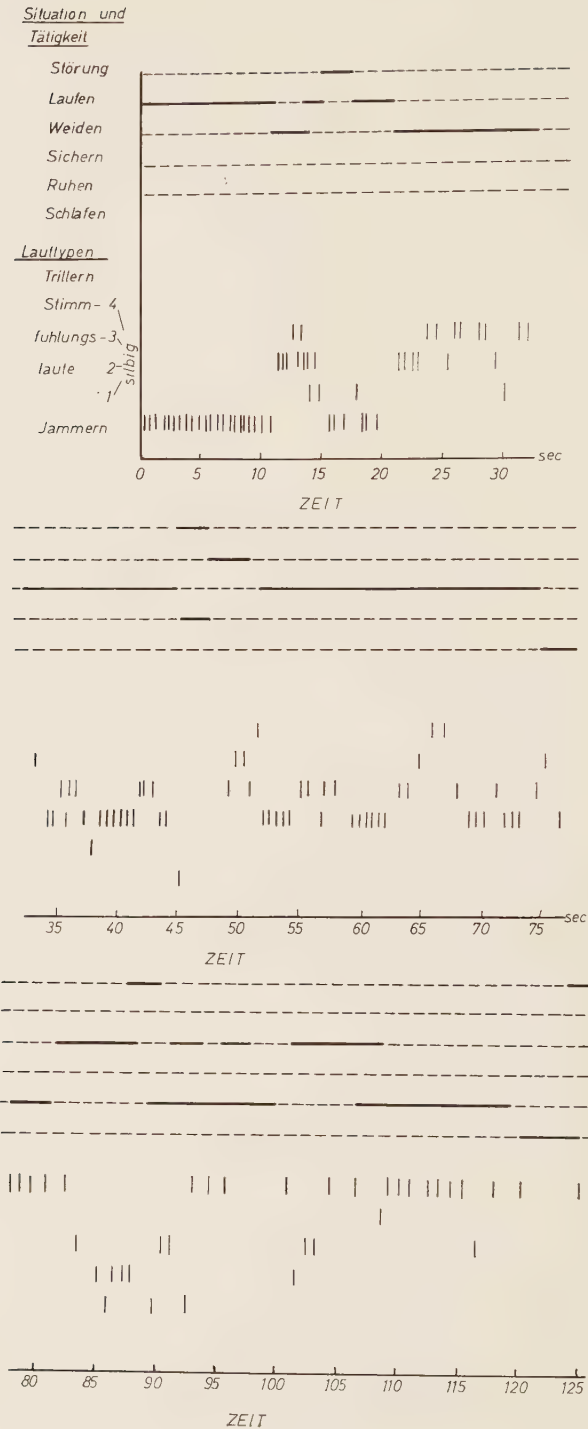
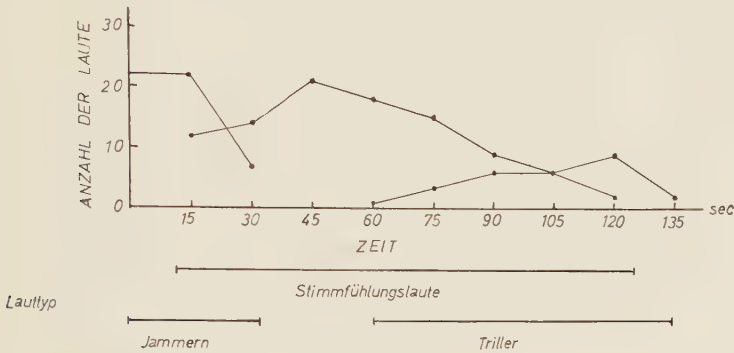


Abb. 28 a: *Anser indicus*, 10 Tage alt; Ausschnitt aus einem Protokoll vom 2. 6. 1965. Mit einem Polygraphen wurden gleichzeitig Tätigkeiten und die dabei geäußerten Laute protokolliert

rungen zeigen in ihrem Ablauf bestimmte Beziehungen zu den während der Tätigkeit geäußerten Lauten. Als Beispiele folgen Protokolle (Abb. 28 und 29).

Im allgemeinen ist eine Ortsveränderung mit wenigsilbigen Stimmföhlungs-lauten oder Jammern korreliert. Der Beginn einer der oben genannten Tätigkeiten mit Ausnahme von Baden oder Schlafen wird begleitet von einem Ausbruch an Stimmföhlungs-lauten. Mit Abklingen der jeweiligen Handlungs-bereitschaft (meßbar in Zahl der Bewegungseinheiten pro Zeit, HEILIGENBERG) beginnen Trillerlaute aufzutreten, die gegen Ende der Tätigkeiten allein noch geäußert werden. Bei Aufkeimen einer neuen Handlungs-bereitschaft erscheinen als erstes wieder Jammerlaute oder wenigsilbige Stimmföhlungs-laute, und der Ablauf beginnt von neuem.



28 b) Häufigkeit der Lauttypen in Abständen von 15 sec nach dem Protokoll vom 2. 6. 1965

Wird dieser Ablauf von Störungen unterbrochen, die nicht alarmierend wirken, so wird auf diese Störung mit Stimmföhlungs-lauten reagiert, wenn die Gans ohne die Störung getrillert hätte. Wenn die Gans gerade in der Phase ist, in der vorzugsweise Stimmföhlungs-laute geäußert werden, reagiert sie auf Störungen mit Jammerlauten.

Ein Tier mit „normaler“ Badebereitschaft wird bei Erreichen des Wassers Stimmföhlungs-laute äußern und dann mit Tauchen oder Badebewegungen beginnen, wobei durchaus Stimmföhlungs-laute unter Wasser geäußert werden können. Ein Tier mit hoher Badebereitschaft, welches bereits im Trocknen mit Badebewegungen beginnt, wird bei Erreichen des Wassers trillern. Das gleiche gilt für ein sehr durstiges Gössel. Häufig wird nach Abklingen einer Handlungs-bereitschaft geruht. Das Tier legt sich unter Trillerlauten nieder. Störungen werden mit Stimmföhlungs-lauten beantwortet; wird ein schlafendes Gössel geweckt, antwortet es mit Trillern.

Die oben geschilderten Beziehungen zwischen Tätigkeiten und sie begleitenden Lauten gelten für den „Normalfall“, daß die Eltern oder Eltern-objekte sich nicht vom Gössel entfernen. Die Verteilung von Jammern, Stimmföhlungs-lauten und Trillern ist bei allen Arten gleich, bleibt über die ganze Entwicklungszeit erhalten und findet sich auch bei adulten Tieren.

Unterschiedlich ist jedoch die Anzahl an Lauten, die die Individuen während der verschiedenen Tätigkeiten äußern können, es gibt dabei „wortkarge“ wie auch besonders „redselige“ Tiere.

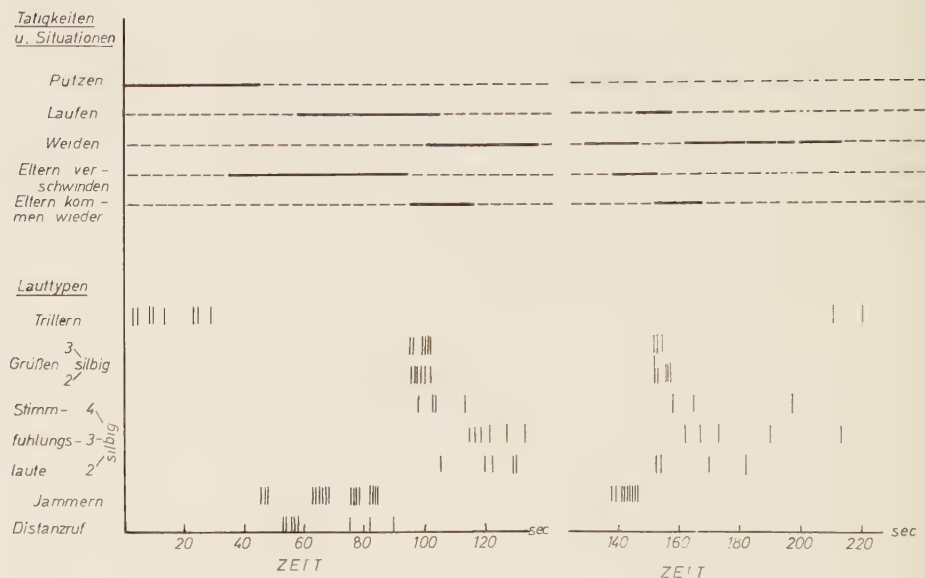
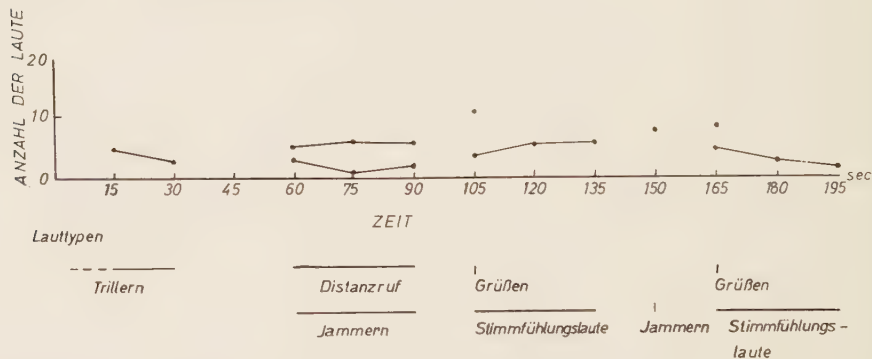


Abb. 29 a: *Anser indicus*, 48 Tage alt, Ausschnitt aus einem Protokoll vom 4. 8. 1966. Mit einem Polygraphen wurden gleichzeitig Tätigkeiten und Laute des Gössels und An- oder Abwesenheit der Eltern protokolliert



b) Häufigkeit der Lauttypen in Abständen von 15 sec nach dem Protokoll vom 2. 6. 1965
Abb. 29 a ausgezählt

5.6. Korrelation der Laute mit Situationen

Im vorigen Abschnitt traten einige Lauttypen nicht auf, nämlich solche, die zu ihrer Auslösung eines Außenreizes bedürfen; es sind zugleich die Laute, die mit einer Haltung korreliert sind: Grüßen, Weinen, Warnen, Zischen.

Weinen und Grüßen sind als Antagonismen zu betrachten: Ein verlassenes Gössel läuft weinend in der schon beschriebenen Haltung herum, bis es wieder in Kontakt mit seinen Eltern und Geschwistern kommt. Sowie es der Eltern ansichtig wird, grüßt es diese intensiv. Beide Lautreaktionen lassen sich fast beliebig oft wiederholen.

Ermüdungserscheinungen in der Lautreaktion eines verlassenen Gössels treten erst nach Stunden auf und enden im Freien meist tödlich für das be-

troffene Gössel. Handaufgezogene Gössel, die z. B. über Nacht allein gelassen werden, weinen die ersten Nächte fast ununterbrochen, dann klingt die Reaktion ab. Grüßen ist leichter ermüdbar. Ein Gössel, welches z. B. auf einer Weide Eltern und Geschwister mehrmals aus dem Blickfeld verliert, wird zwar bei dem ersten Wiedersehen grüßen, dann jedoch nur noch mit Stimmföhlungslauten reagieren (siehe auch Protokoll, Abb. 28, 29). Bei handaufgezogenen Gösseln spielt außerdem die Ranghöhe eine Rolle; ein rangtieferes Gössel wird einem ranghöheren gegenüber noch grüßen, während das ranghöhere mit Stimmföhlungslauten antwortet.

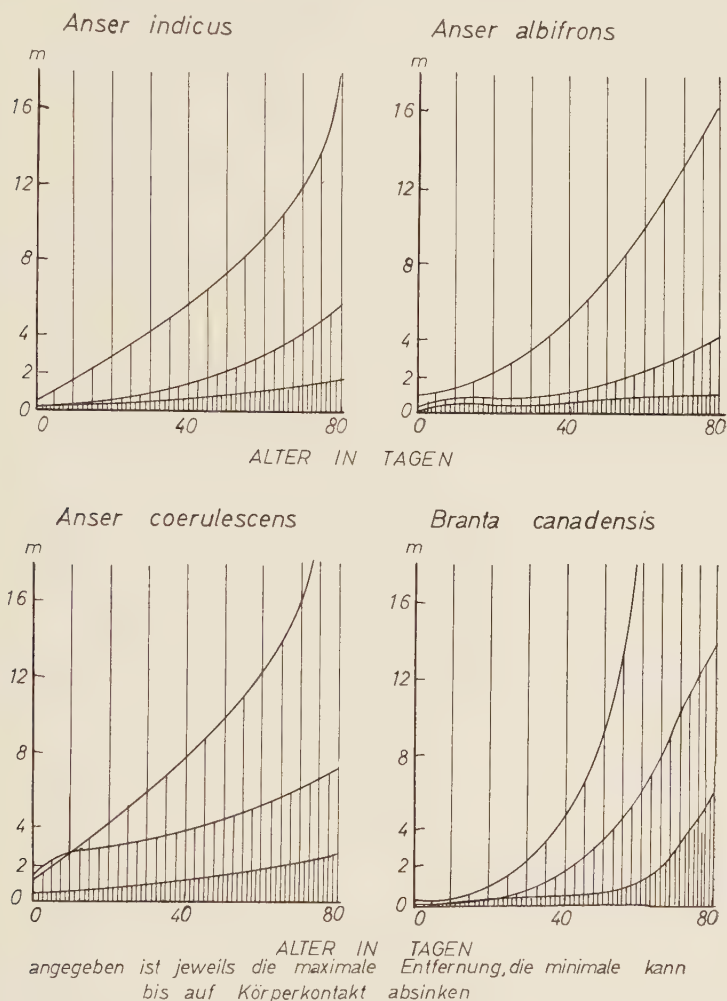


Abb. 30: Korrelation der Laute mit der Distanz der Gössel von den Eltern. Mit zunehmendem Alter nehmen auch die Abstände der Gössel von den Eltern zu, innerhalb derer sie die Trillerlaute, Stimmföhlungs- und Trillerlaute usw. äußern. Die die Lauttypen abgrenzenden Linien geben die maximale Entfernung an, innerhalb welcher der jeweilige Laut geäußert wird.

In der Familie aufwachsende Gössel warnen erst dann selbständig, wenn sie fast flugfähig sind (jedenfalls unter den Bedingungen in Seewiesen). Die von mir handaufgezogenen Gössel warnten bereits vom ersten Tag an und zwar vor Flugobjekten. Später warnten sie auch bei plötzlich auftretenden Reizen, wenn ich mich mit der Schar in fremder Umgebung aufhielt.

In der Familie aufgezogene Gössel sah ich erst sehr spät, kurz vor der Flugfähigkeit, zischen. Das Zischen der handaufgezogenen Gössel richtete sich auf Gegenstände, wie das Mikrophon, wenn es zum ersten Mal gesehen wurde. Gegen unbekannte Lebewesen, wie Hunde, Katzen, Igel, Schlangen zischten die Gössel erst, wenn sie schlechte Erfahrungen mit den Objekten gemacht hatten. Erfahrungslose, sehr junge Gössel (bis zu 5 Tagen Alter) grüßten die Objekte, ältere Gössel versuchten das Objekt zu fressen, zu beißen oder sie ignorierten es völlig.

Außer bei den Ortsveränderungen, die vom Gössel ausgehen, jammern sie auch in folgenden Situationen: Während des Absprengens der Eischale äußern Gössel Jammerlaute, die von Stimmföhlungs-lauten oder Trillern gefolgt werden, wenn das Schalenstück gelöst ist. Ein liegendes fußverletztes Gössel beginnt etwa eine Minute, bevor es sichtbare Anstalten zum Aufstehen macht, zu jammern. Auch kann ein rangtiefes Gössel, welches oft gebissen wurde, jammern, wenn es den Gegner drohen sieht. Unerfahrene Gänse, die im ersten Winter auf noch dünnem Eis landen und einbrechen, können bis zu 20 Minuten jammern, ehe sie sich zum Auffliegen entschließen.

Die Situationen, die von Stimmföhlungs-lauten und Trillern begleitet sind, sind bereits im Kapitel über die Korrelationen von Tätigkeiten und Lauten in Erscheinung getreten.

5.7. Korrelation der Laute mit der Entfernung der Gössel von den Eltern

Zwischen den Lautäußerungen der Gössel und ihrer räumlichen Entfernung zu den Eltern (oder dem Elternersatz) bestehen folgende, von der Sichtbarkeit der Eltern abhängige Beziehungen: Mit wachsender Entfernung von den Eltern verschiebt sich die Häufigkeit der geäußerten Laute vom Trillern über Grüßen, Stimmföhlungs-laute zu Jammern. Jenseits der Sichtgrenze wird nur der Weinlaut oder später der Distanzruf geäußert (Abb. 30).

6. Funktion der Lautäußerungen

6.1. Reaktionen auf Laute

Eindeutige Reaktionen sowohl der Gössel wie der Eltern auf Laute sind nicht für alle Lauttypen zu sichern.

6.1.1 Reaktionen der Eltern auf Laute der Gössel

Trillerlaut: Auf den mit der bohrenden Kopf-Halsbewegung gekoppelten Trillerlaut reagiert eine führende erfahrene Gans mit Hinwenden des Kopfes zu dem Gössel und leichtem Anheben des Flügels. Diese Reaktion der Mutter ist für die Dauer der Huderperiode zu beobachten. Da sich diese Triller von den beim Abklingen einer Handlungsbereitschaft geäußerten, auf die keine Reaktion zu erkennen ist, nur durch erhöhte Intensität unterscheiden, muß letztere als Erkennungsmerkmal ausreichen. Die Gans reagiert ja bereits auf den Laut, bevor das Gössel sie erreicht und berührt oder bevor sie das Gössel sieht. Eine unerfahrene Gans, die zum ersten Mal gebrütet hat, wendet

zwar auch den Kopf dem Gössel zu, steht aber sehr häufig auf und rückt von dem Gössel ab.

Stimmföhlungslaute: Stimmföhlungslaute der Gössel können, müssen aber nicht von den föhrenden Eltern beantwortet werden. Sie sind in ihrer Wirkung unspezifisch „freundlich“.

Grüßen: Grüßende Gössel werden von den Eltern regelmäßig wiedergegrüßt. An jungen *Anser indicus* sah ich ab etwa drei Wochen Alter ein mit Grüßen verbundenes Verhalten, das an ein unritualisiertes „Hetzen“ erinnert. Föhlt sich ein Gössel bedroht, so wendet es sich abwechselnd intensiv grüßend den Eltern und drohend dem Feind zu. Dies Verhalten verleitet die Eltern prompt zu Angriffen, wobei sie von den Gösseln unterstützt werden. Bei den anderen Arten war dieses Verhalten nicht zu beobachten.

Jammern: Eine spezifische Reaktion auf Jammerlaute war nur dann zu beobachten, wenn diese im Fortgehrhythmus geäußert wurden. Gössel der Art *Anser caerulescens*, deren Jammerlaute in dieser Situation in Weinen übergehen können, pflegen, wenn sie woanders hingehen möchten, mit Jammerlauten von den Eltern weg zu dem gewünschten Platz zu gehen, die Eltern reagieren, indem sie nachfolgen. Die Gössel der anderen Arten äußern in dieser Situation Stimmföhlungslaute im Fortgehrhythmus, die in Jammern übergehen können, auch hier folgen die Eltern.

Weinen: Auf den Weinlaut eines verlassenen Gössels reagiert einer der Eltern, meist der Ganter, mit Suchverhalten, Entgegengehen, evtl. mit Angriff auf unbeteiligte Gänse in der Nähe. Die Eltern erkennen die Weinlaute ihrer eigenen Gössel; sie reagieren, wie Versuche zeigten, auf den akustischen Reiz allein. Ein fehlendes Gössel, das stumm bleibt, wird nicht vermißt. Welche Parameter des Weinlautes für das Erkennen verantwortlich sind, soll noch untersucht werden.

Warnlaut: Auf den Warnlaut der Gössel reagieren die Eltern nicht.

Angstschrei: Der Angstschrei eines Gössels hat eine dramatische Wirkung auf die Eltern, diese laufen oder fliegen zu dem Gössel hin und bleiben mit gespreiztem Gefieder und zischend neben ihrem Kind stehen. Alle in der Nähe befindlichen Gänse „mobben“ (mündl. Mitt. von LORENZ).

6.1.2. Reaktionen der Gössel auf Laute der Eltern

Beschrieben werden hier nur die Laute, auf die die Gössel eindeutig reagieren.

Fortgehlaut: Eindeutig ist die Nachfolgereaktion des Gössels auf die Führungs- (Fortgeh-)laute der Gans. In den ersten 6 Tagen folgt das Gössel auch anderen Gänsen als den Eltern, wenn diese den Fortgehlaut äußernd weggehen oder -schwimmen.

Grüßen: In das Triumphgeschrei der Eltern fallen die Gössel regelmäßig mit Grüßen ein.

Warnen: Eindeutig ist auch die Reaktion der Gössel auf den Warnlaut: Auf dem Lande laufen sie zur Mutter und kriechen sogar unter; auf dem Wasser schwimmen sie zur Mutter oder tauchen weg. Adaption auf den Warnlaut der Eltern habe ich bei den von der Familie aufgezogenen Gösseln nicht beobachtet. Bei handaufgezogenen Gösseln kann es zur Adaption kommen, wenn der Warnruf vom Pfleger „unnatürlich“ oft gebraucht wurde.

Wie VINCE bei Wachteleiern festgestellt hat, reagieren Embryonen bereits im Ei auf Laute der Mutter. Die von mir im Brutschrank betreuten Eier

ließen in den letzten Tagen vor dem Schlüpfen eine deutliche Zunahme der Pickrate gegen die Eischale erkennen, wenn die Eier Lautkontakt mit mir oder mit anderen Eiern hatten. Gössel aus dem gleichen Gelege, die ohne einen solchen Kontakt blieben, schlüpften bis zu 36 Stunden später.

6.1.3. Reaktionen der Gössel auf Laute der Geschwister

Auf die Laute der Geschwister reagieren die Gössel schon im geschlossenen Ei. Tonbandprotokolle zeigen, daß das Jammern aus einem kalt gewordenen Ei aus einem warm liegenden mit Trillern beantwortet wurde. Der Disput „mir ist warm“ — „mir ist kalt“ setzte sich über 10 Min. fort, bis das kalte Ei in die Wärme befördert wurde, wo nach kurzer Zeit nur noch Trillerlaute zu hören waren.

„Wechselreden“, ohne daß Laut oder Antwort eine sichtbare Reaktion auslösten, gab es sehr häufig zwischen den Geschwistern. Allein aufwachsende Gössel oder eine kleine Geschwisterschar äußern nicht nur absolut, sondern auch prozentual weniger Laute als eine große Schar. Mit Ausnahme des Warnens scheinen die Laute eines Gössels (auch vom Tonband vorgespielte) anregend auf die Lautproduktion von Geschwistern zu wirken.

Weinende Gössel synchronisieren sich so, daß für das Ohr und auf dem Spektrogramm die Töne der verschiedenen Gössel nicht zu trennen sind.

6.1.4. Reaktionen der Gössel auf Laute der eigenen Art

Lauten anderer Gänse der eigenen Art, mit Ausnahme des Warnlautes, wird keine Beachtung geschenkt, sobald die Gössel die Stimme der Eltern oder der Ersatzeltern kennen. Das Kennenlernen der elterlichen Stimmen kann bei den einzelnen Arten verschieden lange dauern. Kränkelnde Gössel können bis zu 4 Wochen benötigen.

6.1.5. Reaktionen der Gössel auf Laute der anderen Arten

Die homologen Laute der Gössel anderer Arten werden 1 bis 2 Tage nach dem Zusammensetzen wie die der eigenen Artgeschwister beantwortet. Untersuchungen zur Reaktion von Gösseln auf die Laute der erwachsenen Gänse anderer Arten sind geplant.

6.2. Funktion der Laute

Die Situations- und Reaktionsanalysen ergeben, daß junge Gänse über Laute verfügen, die einen direkten sozialen Kontakt herstellen (Grüßen, Weinen, Warnen, teilweise Trillern), oder daß diese über die Induktion, die „Stimmungsübertragung“, auf die Mitglieder ihrer sozialen Umwelt wirken (Trillern, Stimmföhlungs-laute, Jammern, Zischen). Alle Laute außer Weinen werden von den Gösseln nur im Sichtbereich der Eltern geäußert, und ein aus diesem Bereich herausgeratenes Gössel trachtet schleunigst, mit Hilfe des Weinens in diesen zurückzukommen.

Zusammen mit den Reaktionen und Lauten der Eltern wirken die Laute der Gössel wie ein Band, welches die Familie zusammenhält und die Tätigkeiten ihrer Mitglieder synchronisiert. Die Funktion der Laute der Gössel könnte man in der Sicherung des sozialen Kontaktes und des Schutzes der Gössel sehen.

7. Diskussion

7.1. Vergleich der Laute normal und isoliert aufgezogener Gänse

Verschieden aufgezogene Gänse zeigten in den physikalischen Parametern ihrer Laute keine qualitativen Unterschiede, wohl aber quantitative.

Sowohl Kaspar-Hauser-Tiere wie isoliert mit Enten aufgezogene äußerten weniger Laute, die relative Häufigkeit verschob sich bei den Kaspar-Hauser-Tieren zugunsten des Jammerlautes und seiner Mischformen. Die auf einen Sozialpartner bezogenen Laute wie Grüßen wurden gegen den Ersatz gerichtet, der wenigstens eine der Qualitäten der Mutter hatte, gegen die Wärmelampe. Mit Enten aufgezogene Gänse richteten das Grüßen auf ihre Gefährten, gelegentlich ebenfalls auf die Wärmelampe.

7.2. Zur Homologie der Lauttypen

In der Einleitung war die Hypothese aufgestellt worden, daß die gleichbenannten Lauttypen der vier Arten je einander homolog seien. Es gibt eine Reihe von Kriterien, die eine Prüfung auf Homologie erlauben; sie sind von REMANE (1956) auf ihre methodische Brauchbarkeit im Rahmen morphologischer und anatomischer Untersuchungen geprüft worden. Ihre Anwendbarkeit auf Verhaltensmerkmale ist von WICKLER begründet worden. Die Kriterien sind (nach WICKLER 1967, S. 426):

„a) Das Kriterium der speziellen Qualität

Verhaltensmerkmale sind um so sicherer homolog, in je mehr Sondermerkmalen sie übereinstimmen und je komplizierter die Sondermerkmale und je größer die Übereinstimmungen sind. . . . Man berücksichtigt die sichtbare oder hörbare Ablaufsform, ferner eine Fülle zusätzlicher Sondermerkmale, wie Abhängigkeit von gleicher Außensituation, Stimmungen, gleichen Bedeutungen usw.

b) Das Kriterium der Lage im Gefügesystem

Bei Verhaltensweisen bietet sich aber zunächst nur die Lagebeziehung innerhalb einer Dimension, der Zeit, zu vorausgehenden und nachfolgenden Verhaltensweisen an. Man berücksichtigt jedoch auch die Lage der betreffenden Verhaltensweise in bezug auf eine Reaktionsfolge des Partners oder bei Lautäußerungen des Rhythmus und die relative Lage der einzelnen Elemente in bezug auf einen Grundton . . .“

7.2.1. Kriterium der speziellen Qualität

In diesem Absatz sollen nicht mehr alle Lauttypen einzeln besprochen werden. Es werden nur die Triller und das Weinen gegeneinander gestellt. Die Ablaufsform, d. h. Anstieg und Abfall der Frequenz bei den einzelnen Silben und die Aufeinanderfolge von Silben lassen eine deutliche Ähnlichkeit der Trillerlaute untereinander erkennen. Gleiches gilt für die Ablaufsform des Weinlautes, und wie Abb. 3 und Abb. 7 zeigen, läßt sich durch dieses Merkmal die Gruppe der Triller von der der Weinlaute gut abgrenzen.

Faßt man alle bisher gegebenen Werte für die einzelnen Lauttypen zusammen, so läßt sich sagen, daß bei allen Arten die Weinlaute durch größte Dauer der Silben, durch die größte Intensität, die heftigste Atmung usw. ausgezeichnet sind. Beziehungen ähnlicher relativer Ordnung finden sich ebenso für die anderen Lauttypen.

Auch Koppelungen mit bestimmten Halsbewegungen sind in diesem Alter bei den entsprechenden Lauttypen gleich; allerdings wird die charakteristische Haltung beim Grüßen, der lang nach vorn gestreckte Hals, nicht bei allen Arten auch vom adulten Tier beim Triumphgeschrei gezeigt. (*Anser caerulescens* hat eine abweichende Haltung; die Paare stehen beim intensiven Triumphgeschrei beinahe Brust an Brust, ohne den Hals in der bei *A. indicus*

oder *A. albifrons* typischen Weise gestreckt und entweder parallel oder gekreuzt zu halten.) Ebenso ist die mit dem Triller gekoppelte bohrende Kopfhalsbewegung bei allen Arten vorhanden, sie kann jedoch unterschiedlich lang dauern.

7.2.2. Kriterium der Lage im Gefügesystem

Dieses Kriterium läßt sich nicht gleich eindeutig auf alle Lauttypen anwenden: Für Jammern, Stimmföhlungslaute und Trillern läßt sich die ideale Folge der Laute während des Ablaufes einer Handlungsbereitschaft heranziehen, die bei allen Arten gleich ist; für Weinen und Grüßen kann man die Reaktion der Gössel auf die Eltern betrachten.

Auf Grund dieses Ergebnisses darf die Vermutung, daß die Lauttypen homolog seien, als sehr wahrscheinlich gelten. Gleichzeitig ist auch die Einteilung in Typen gerechtfertigt worden.

Die Beweisführung auf Homologie ließe sich nach gleichem Schema auch auf die anderen Arten der Anatidae anwenden, dadurch könnte vielleicht auf die Phylogenie der Laute in dieser Gruppe geschlossen werden.

7.3. Übergänge zwischen den Lauttypen

Bisher wurde von den Lauttypen gesprochen, als wären sie ideale Typen. Es gibt jedoch durchaus Übergänge.

Mehrsilbige Laute:

Stimmföhlungslaute können fließend in Triller übergehen (Abb. 31 a). Der Anteil an Stimmföhlungssilben kann bei den Trillern bis auf eine Silbe reduziert werden; die Stimmföhlungssilbe, die dann immer am Anfang steht,

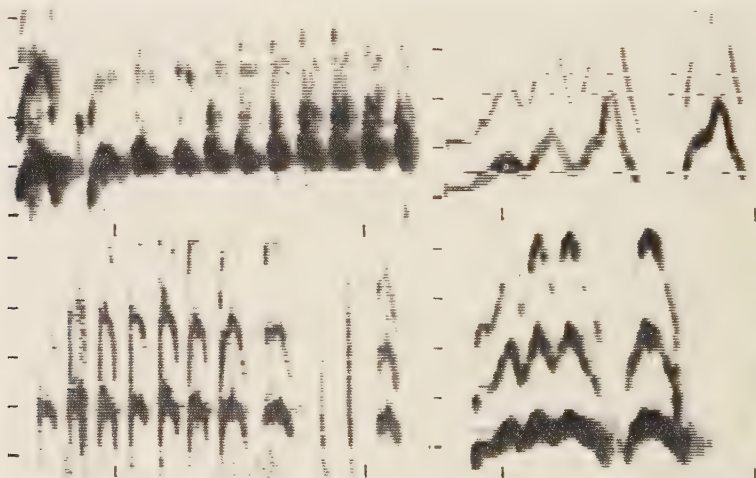


Abb. 31 a: Übergänge vom Stimmföhlungs laut zum Trillern.
Obere Reihe: *Anser indicus*, 5 Tage; *A. caeruleus*, 3 Tage;
Untere Reihe: *A. albifrons*, 1 Tag; *Branta canadensis*, 14 Tage.

(Zu Abb. 31 a/b und 32:)

Ordinate: Der Abstand der Frequenzmarken beträgt 1000 Hertz; die Markierung beginnt bei 1 kHz

Abszisse: Der Abstand der Zeitmarken beträgt 0,5 sec.

wirkt wie eine Art Vorschlag und kann geradezu charakteristisch für ein Individuum werden. Übergangsformen zwischen Stimmföhlungslauten und Trillerlauten machen während der ersten 10 Lebenstage bei allen Arten zwischen 17 % und 22 % der geäußerten Triller aus; später werden sie selten.

Übergänge vom Triller zum Stimmföhlungslaut oder zu anderen Lauttypen wurden nicht gefunden.

Stimmföhlungslaute und Grüßen können leicht ineinander übergehen; so treten gegen Ende einer Periode von Grußlauten sehr regelmäßig Stimmföhlungslaute auf; umgekehrt können Stimmföhlungslaute in Grüßen übergehen, es finden sich alle intermediären Stufen der physikalischen Parameter wieder.

Einsilbige Laute:

Einsilbige Stimmföhlungslaute können fließend in Jammern übergehen, den umgekehrten Vorgang habe ich nie gehört (Abb. 31 b). Übergänge dieser



Abb. 31 b: Übergang vom Stimmföhlungs laut im Fortgehrhythmus zu Jammern im Fortgehrhythmus bei *Anser caerulescens*, 150 Tage alt. Oben: Stimmföhlungs laut, Mitte: Übergang, unten: Jammern laut

Art sind vor allem bei der von HEINROTH (1924) Fortgehlaut genannten Gruppe zu hören. Die Fortgehlaut unterscheiden sich von den anderen Lauten dadurch, daß sie nicht einem definierbaren Lauttyp angehören, sondern besondere Erscheinungsformen zweier Lauttypen darstellen.

Charakterisiert durch einen auffälligen Rhythmus und höhere Intensität können Stimmföhlungs laute wie Jammern laute als Fortgehlaut auftreten. Welcher Lauttyp geäußert wird, ist abhängig von der Möglichkeit des Gössels,

sich tatsächlich entfernen zu können. Je unfähiger ein Gössel zur Ortsveränderung ist, desto rascher werden, bei einem Wunsch nach Ortsveränderung, die Stimmfühlungs-Fortgehlauten in Jammer-Fortgehlauten übergehen.

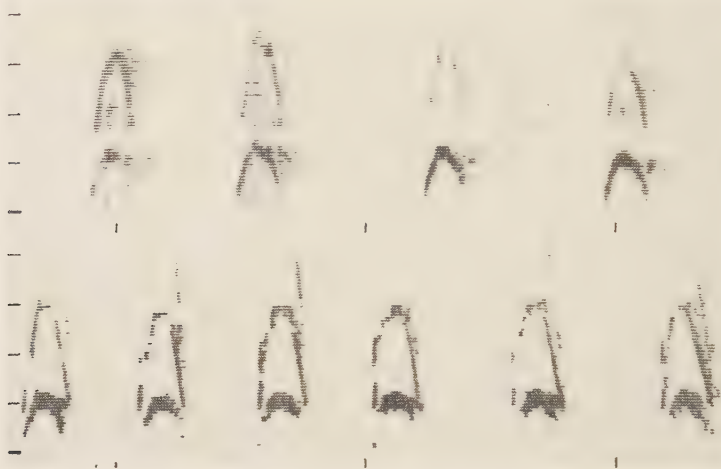


Abb. 32: Jammerlaute im Fortgehrhythmus.
Oben: *Anser indicus*, 3 Tage alt; unten: *A. caerulescens*, 3 Tage alt

Ein deutlich erkennbarer Rhythmus ist bei *Anser indicus* (180 Laute je Minute) und *A. caerulescens* (bis 240 Laute je Minute) schon ab dem dritten Lebenstag vorhanden, bei den anderen Arten habe ich einen typischen Rhythmus erst zu Beginn der Flugfähigkeit gehört.

Übergänge zwischen Jammern und Weinen finden sich jeweils zu Beginn einer Periode von Weinlauten, zur Zeit des 3. Maximums sind solche Übergänge auch während der Periode von Weinlauten zu hören; zu dieser Zeit treten auch Übergänge zwischen Weinlauten und Distanzrufen auf. Beide Intermediärformen verschwinden beim normalen Gössel, sobald der Distanzruf voll ausgebildet ist. Die adulten Gänse können einen Jammer-Distanzruf ausstoßen.

Zu Warnen und Zischen waren keine Übergänge feststellbar.

Keine Übergänge gab es vom Trillern zum Jammern oder Weinen, ebenso wenig von Stimmfühlungslauten oder Grüßen zum Weinen.

7.4. Lautreihe

Eine Betrachtung der Merkmale aller Lauttypen legt die Vermutung nahe, daß die Laute Ausdruck des Erregungszustandes eines Tieres sind: Starke Zunahme der Atmung und die erstaunlich hohe Defäkationsrate stützen den Schluß, daß der Weinlaut Ausdruck großer Erregung ist; das Abfallen dieser Werte in der Folge Jammern—Stimmfühlungslaute—Trillern während des Ablaufes einer Handlung deutet darauf hin, daß die Laute den Grad der Sättigung des jeweiligen Bedürfnisses anzeigen. Natürlich ist der Laut dabei nicht als absolutes Maß der Erregung zu nehmen. Sie zeigen nur die jeweilige relative Verschiebung der Erregungshöhe an, und zwar: sinkt von einem gegebenen Erregungszustand die Erregung einer Gans ab, so treten Laute zunehmender Silbenzahl, sinkender Intensität und sinkender Silbenlänge auf,

steigt die Erregung an, einsilbige Laute steigender Intensität und zunehmender Dauer der Silben. Diese Koppelung erscheint gesetzmäßig!

Die Laute, welche nicht mit bestimmten Bewegungen, Tätigkeiten, ja Situationen gekoppelt sind (Triller, Stimmföhlungs-laute, Jammern), können jederzeit „überlagert“ werden durch die an charakteristische Bewegungen und an eindeutig definierte Außenreize gebundenen Laute (wenn der entsprechende Reiz geboten wird. Grüßen, Weinen). Dies unterstreicht die eminente Bedeutung, die die letztgenannte Gruppe von Lauttypen hat.

Man könnte also die zwei Gruppen gegeneinander abgrenzen:

1. Jammern, Stimmföhlungs-laute und Triller (ungekoppelt) sind Indikationen einer relativen Verschiebung der Erregungshöhe, und Ausdruck der Phase einer Handlung, unabhängig von der dieser Handlung zugrundeliegenden Motivation (nach TINBERGEN 1966) oder des Dranges (nach HEILIGENBERG 1963).
2. Weinen und Grüßen könnte man als Antagonismen des Bindungstriebes (nach FISCHER 1965) sehen: sie sind von einer bestimmten Motivation, eben dem Bindungstrieb, abhängig.

Zusammenfassung

Untersucht wurden der Mechanismus der Lauterzeugung, die Ontogenie der Lautäußerungen in Zusammenhang mit der Entwicklung der anatomischen Strukturen und die Korrelationen der Lautäußerungen mit Tätigkeiten und Situationen.

Die Untersuchungen an lebenden Tieren wie auch die Anblasversuche an toten Tieren begründeten die Vermutung, daß nicht die tracheale Muskulatur, sondern der Druck im *Saccus cl.* die für die Lauterzeugung notwendige Spannung der *Membranae tympaniformes* hervorruft. Eine syringeale Muskulatur fehlt den Gänsen.

Frequenz und Intensität der Laute stehen in folgender Beziehung zu den anatomischen Strukturen: die Frequenz erscheint negativ korreliert mit der Größe der *Membranae tymp.*, die Intensität negativ mit der lichten Weite der Trachea, beide positiv mit dem Druck im *Saccus cl.*; außerdem haben noch einige andere Faktoren wie Größe und Öffnungsweite des Schnabels einen Einfluß auf die Intensität.

Bereits im Ei sind Jammern, Stimmföhlungs-laute und Trillern feststellbar. Kurz nach dem Schlüpfen, sowie das Gössel die Bewegungen seines Körpers unter Kontrolle hat, treten auch die mit bestimmten Bewegungen gekoppelten Laute, Weinen, Grüßen, Trillern auf.

Die Unterschiede der Lauttypen, gemessen an den Werten ihrer physikalischen Parameter, bleiben während der ganzen Beobachtungszeit erkennbar. Die absoluten Größen verändern sich: die Frequenz sinkt in einem vom Wachstum der Trachea und der *Membranae tympaniformes* abhängigen Muster ab, die Intensität steigt, abhängig von der Weite der Trachea und anderen Größen an.

Zur Zeit des ersten Auftretens sexueller Bewegungsweisen ist ein Stimmbruch feststellbar; außerdem wird das Weinen von dem weniger intensiven und tieferen Jammerlaut sowie von dem die soziale Wirkung des Weinlautes übernehmenden Distanzruf abgelöst.

Aus der Änderung der physikalischen Parameter der Laute ist, in einem gegebenen Zeitpunkt, eine Änderung des Erregungszustandes der Tiere abzulesen.

Jammern, Stimmföhlungslaute und Trillern kennzeichnen den Beginn einer Handlungsbereitschaft, den Handlungsablauf und die Sättigung der Bereitschaft unabhängig von der Art der Handlung oder dem Drang, der dieser zugrunde liegt.

Grüßen und Weinen sind abhängig von einem bestimmten Drang, dem Bindungstrieb (nach FISCHER 1965).

Die Funktion der Laute wurde in der Erhaltung der Bindung Gössel — Eltern und in der Synchronisation der Handlungen einer Familie gesehen.

Summary

Production, development and function of the vocalisation of four goose species (*Anser indicus*, *A. caerulescens*, *A. albifrons* and *Branta canadensis*)

1. The mechanisms of sound production, the ontogeny of calls in relation to the development of anatomical structure, and the correlation between calls and actions or situations were investigated.
2. Investigation of live birds and blowing experiments (*Anblasversuche* following RÜPPELL, 1933) with dead birds confirmed the hypothesis that the pressure in the *saccus clavicularis*, and not the tracheal musculature, causes the tension of the *membranae tympaniformes* necessary for sound production. Syringeal musculature often described for geese was not to be found.
3. Frequency and intensity of the calls have the following relationships to the anatomical structure: frequency seems to be negatively correlated to the size of the *membranae tympaniformes*, intensity is negatively correlated to the diameter of the trachea, both are positively correlated to the pressure in the *saccus clavicularis*. A few additional factors, such as size of the bill and width of the opening, have an influence on the intensity.
4. Even whilst the goose is still in the egg it is possible to hear trills, contact-calls and lament-calls. Shortly after hatching, as soon as the movements of the gosling are coordinated, those calls which are correlated with definite movements (e. g. greeting, trilling, distress-calls) are observed.

The absolute values change, however: the frequency decreases in proportion to the growth of the trachea and the *membranae tympaniformes*; the intensity increases in proportion to the diameter of the trachea and the other factors mentioned. Measured according to their physical parameters, the positions of the various calls in relation to each other remain the same throughout the entire observation period.

The voice begins to break when the first sexual behaviour patterns occur.

Distress-calls are replaced by the less intensive and deeper lament-calls and by the distance-calls, which take over the social role of the distress-calls.

Under conditions of low excitation the calls are soft and multisyllabic. As the bird becomes more excited, the calls become louder and have fewer syllables.

Lament-calls (uttered with or without a particular rhythm), contact-calls and trills are, in that order, characteristic of the beginning of a behaviour pattern, the pattern itself and the end (e. g. feeding, drinking, preening). These calls are independent of the type of the behaviour pattern and the drive that causes them.

Greeting and distress-calls (triumph ceremony and distance-calls in the adults) depend on a definite drive, the "bond-drive" (*Bindungstrieb*) (FISCHER 1965).

5. The function of the calls is to further the gosling-parent bond and to synchronise actions within the family.

Literaturverzeichnis

- ANDREW, R. J. (1957): A comparative study of the calls of *Emberiza*. Ibis 99, 27—43 • BALHAM, R. W. (1954): The behavior of Canada Goose in Manitoba. Ph. D. Thesis, University of Missouri • BERNDT, R., und MEISE, W. (1958): Naturgeschichte der Vögel. Stuttgart • COLLIAS, N. E. (1952): The development of social behavior in birds. Auk 69, 127—159 • Ders. (1959): Social behavior and breeding success in Canada Geese confined under semi-natural conditions. Auk 76, 478—509 • COOCH, F. G. (1958): The breeding biology and management of the blue snow goose *Chen caerulescens*. Ph. D. Dissertation. Cornell University Ithaca, N.Y. • Ders. (1961): Ecological aspects of the blue snow goose complex. Auk 78, 72—89 • CHRISTOLEIT, E. (1929): Bemerkungen zur Biologie der Gänse. J. Ornithol. 77, 352—386 • DELACOUR, J. (1964): The waterfowl of the world. London, Country Life • ELDER, W. H., und N. L. ELDER (1949): Role of the family in the formation of goose flocks. Wilson Bull. 61, 133—140 • FISCHER, H. (1965): Das Triumphgeschrei der Graugans. Z. Tierpsychol. 22, 247—304 • FRAUENFELDER, P., und P. HUBER (1958): Einführung in die Physik. München • v. FRISCH, O. (1959): Zur Jugendentwicklung, Brutbiologie und vergleichender Ethologie der Limicolen. Z. Tierpsychol. 16, 545—583 • HANSON, H. C., und R. SMITH (1950): Canada Geese of the Mississippi flyway. Bull. Ill. Nat. Hist. Survey 25, 59 bis 210 • HANSON, H. C. (1953 b): Inter-family dominance in Canada geese. Auk 70, 11—16 • Ders. (1959): The incubation patch of wild geese; its recognition and significance. Arctic 12, 139—150 • HEILIGENBERG, W. (1963): Ursachen für das Auftreten von Instinktverhalten bei einem Fisch (*Pelmatochromis subocellatus kribensis* Boul.). Z. vergl. Physiologie 47, 339—380 • HEINROTH, O. (1910): Beiträge zur Biologie, namentlich zur Ethologie und Psychologie der Anatiden. Verh. V. Intern. Ornith. Congr. Berlin, 589—702 • Ders. (1924 bis 28): Die Vögel Mitteleuropas, Berlin-Lichterfelde • HEWITT, O. H. (1950): Recent studies of blue and lesser snow goose population in James Bay. Trans. N. Amer. Wildl. Conf. 15 • HINDE, R. (1964): Intraspecific communication in animals. Disorders of Communication 42, 62—86 • JOHNSGARD, P. (1961): The tracheal anatomy of the Anatidae and its taxonomic significance. Wildfowl Trust, Ann. Rep. 12, • Ders. (1962): Evolutionary trends in the behavior and morphology of the Anatidae. Wildfowl Trust, Ann. Rep. 13 • Ders. (1965): Handbook of waterfowl behavior, Cornell Univ. Press • JOHNSON, C. S. (1947): Canada Goose management, Serey National Wildlife Refuge. J. Wildl. Manag. 1, 21—24 • KEAR, J. (1968): The calls of very young Anatidae. In: Verhalten und Lautäußerungen. Beihefte zur Vogelwelt: 1, 93—114 • KLOPMAN, R. B. (1961): The greeting ceremony of Canada geese. Mag. of Ducks and Geese 12, 6—9 • Ders. (1962): Sexual behavior in the Canada Goose. The living bird, Cornell Laboratory of Ornithology • KONACK, C. W. (1950): Breeding habits of Canada geese under refuge conditions. Amer. Midl. Nat. 43, 627—649 • LANYON, W. (1959): The ontogeny of vocalisation in birds. Department of Birds, Mer. Mus. of Nat. Hist. New York • LÖHRL, H. (1963): The use of bird calls to clarify taxonomic relationships. Proc. 13. Int. Orn. Congr. 544—552 • LORENZ, K. (1935): Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. J. Ornithol. 83, 137—213, 289—413 • Ders. (1959): Gestaltwahrnehmung als Quelle wissenschaftlicher Erkenntnis. Z. exp. u. angewandte Psychol. 6, 1, 118 bis 165 • MARLER, P. (1955): Characteristics of some animal calls. Nature 176, 1—6 • MARLER, P. (1961): The logical analysis of animal communication. Journ. theor. Biol. 1, 295—317 • MARLER, P., and D. ISAAC (1960): Analysis of syllable structure in songs of the brown Towhee. Auk 77, 433—444 • MARLER, P., and D. ISAAC (1962): Physical analysis of a simple bird song as exemplified by the chipping sparrow. Condor 62, 124—135 • MARLER, P., and W. J. HAMILTON III. (1966): Mechanisms of animal behavior. New York 1966 • MESSMER, E., und J. MESSMER (1956): Die Entwicklung der Lautäußerungen und einiger Verhaltensweisen der Amsel. Z. Tierpsychol. 13, 341—441 • MILLER, H. A. (1937): Structural Modifications in the Hawaiian Goose (*Nesochen sandwicensis*). A Study in adaptive evolution. Univ. of California press, Berkeley • MOYNIHAN, M. (1955): Remarks on the original sources of display. Auk 72, 240—246 • MULLIGAN, Fr. J. (1963): A description of Song Sparrow song based on instrumental analysis. Proc. 13. Int. Orn. Congr., 272—284 • NAUMANN, J. (1820—60): Naturgeschichte der Vögel Deutschlands, Leipzig • PAULSEN, K. (1967): Das Prinzip der Stimmbildung in der Wirbeltierreihe und beim Menschen, Frankfurt • RAMSAY, A. O. (1951): Familial recognition in domestic birds. Auk 68, 1—6 • REMANE, A. (1956): Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und

Phylogenetik. Leipzig • ROBERTS, E. L. (1966): Movements and flock behavior of Barnacle Geese on the Solway Firth. Wildfowl Trust, Ann. Rep. 17, 36—45 • RÜPPELL, W. (1933): Physiologie und Akustik der Vogelstimme. J. Ornithol. 81, 433—542 • SAUER, F. (1954): Die Entwicklung der Lautäußerung bei der Dorngrasmücke. Z. Tierpsychol. 11, 10—93 • Ders. (1955): Entwicklung und Regression angeborenen Verhaltens bei der Dorngrasmücke. Acta 11. Int. Congr. Orn. 1954, 218—226 • SCHLEIDT, W. (1962): Die historische Entwicklung der Begriffe „Angeborenes auslösendes Schema“ und „Angeborener Auslösemechanismus“ in der Ethologie Z. Tierpsychol. 19, 697—722 • Ders. (1964): Eine Apparatur zur Tonfrequenz-Spektrographie aus Bausteinen. Rohde und Schwarz Mitt. 18, 155—158 • SCHWARTZKOPFF, J. (1955): Schallsinnesorgane, ihre Funktion und biologische Bedeutung bei Vögeln. Acta 11. Congr. Int. Orn. 1954, 189—208 • Ders. (1962): Vergleichende Physiologie des Gehörs und der Lautäußerungen. Fortschr. Zool. 15, 214—366 • STRESEMANN, E. (1927 bis 34): Aves; In: Küenthals Handbuch der Zoologie, VII, 2. Hälfte, Berlin und Leipzig • SUTHERLAND, Ch., und D. S. McCHENEY (1965): Sound production in two species of geese. The living bird, 4th. Ann. Report, Cornell Laboratory of Ornithology • TEMBROCK, G. (1964): Verhaltensforschung, VEB Fischer, Jena 2. Aufl. • THIELCKE, G. (1966): Die Auswertung der Vogelstimmen nach Tonbandaufnahmen. Die Vogelwelt 87, 1—14 • THORPE, W. H. (1958): The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the Chaffinch *Fringilla*. Ibis 100, 535—570 • TINBERGEN, N. (1966): Instinktlehre. Parey, Berlin, 4. Aufl. • VINCE, M. (1966): Artificial Acceleration of Hatching in Quail Embryos. Animal Behaviour 14, 389—394 • WESTPHAL, W. (1947): Physik, Springer Verlag, Berlin. 12. Aufl. • WICKLER, W. (1967): Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In: Die Evolution der Organismen (G. Heberer ed.). 1, Fischer Verlag Stuttgart, 420—508 • ZIMMER, O. (1935): Beiträge zur Mechanik der Atmung bei den Vögeln in Stand und Flug. Zoologica Stuttgart 33, 1—60.

Anschrift der Verfasserin: Dr. I. Würdinger, D 8131 Seewiesen, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie

LEBENS LAUF

Am 17. 2. 1936 wurde ich, Irene Tjadina Würdinger, als älteste Tochter des o. ö. Professors der Rechte an der Universität Breslau Dr. Hans Würdinger und seiner Ehefrau Ilse Tjadina, geb. van Oterendorp, in Breslau geboren. Im Sommer 1938 wurde mein Vater nach Wien berufen. Vom Herbst 1942 bis Sommer 1944 besuchte ich die Volksschule des XIX. Bezirks in Wien. Im Winter 1943/44 wurde mein Vater nach Hamburg berufen. Meine Mutter zog im Oktober 1944 mit mir und meinen beiden 1938 und 1940 geborenen Schwestern auf eine Jagdhütte in 1200 m Höhe oberhalb von Oberstdorf im Allgäu. Von der Bayerischen Unterrichtsbehörde erhielt meine Mutter die Erlaubnis, mich und meine Schwestern selber zu unterrichten, da der Schulweg unzumutbar war. Im Herbst 1946 bestand ich die Ausleseprüfung für das Realgymnasium in Oberstdorf. Im Oktober 1948 folgten wir meinem Vater nach Hamburg. Ich wurde in die 7. Klasse der Wissenschaftlichen Oberschule Heilwigsschule eingeschult. 1949 wurde mein Bruder geboren. Im Februar 1955 bestand ich das Abitur.

Vom Mai 1955 bis März 1956 ging ich zum Studium Generale an das Leibnitzkolleg nach Tübingen. Im Sommer 1956 immatrikulierte ich mich an der Ludwig-Maximilians-Universität in München. Im Herbst 1961/62 legte ich in München das erste Staatsexamen für das Lehramt an Höheren Schulen in den Fächern Geographie, Biologie und Chemie ab. Vom Frühjahr 1963 bis Frühjahr 1965 wurde ich an Gymnasien in Hamburg als Referendarin ausgebildet und legte dort 1965 die Pädagogische Staatsprüfung ab. Ab Mai 1965 arbeite ich im Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie an meiner Dissertation unter der Anleitung von Herrn Prof. DDr. K. Lorenz.

